QK1
.B9221
1987
v.9

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL
d'HISTOIRE NATURELLE

4e série

SECTION B

ADANSONIA

Botanique
Phytochimie

Tome **9** — 1987

PARIS

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005


SHOUT
SHARE
IT

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4ᵉ série, **9**, 1987

SECTION B, ADANSONIA

SOMMAIRE

AKÉ ASSI, L. — A propos de trois combinaisons nouvelles dans les genres *Heterotis* Benth. (*Melastomataceae*) et Fagara L. (*Rutaceae*) .... nº 4 : 459-460

AZZIOUI, O. — Voir MORET, J.

BARNETT, L. C. — Two new species of *Nesogordonia* (*Sterculiaceae*) from Madagascar. nº 1 : 95-100

BOSSER, J. — Contribution à l'étude des *Orchidaceae* de Madagascar et des Mascareignes. XXII .... nº 3 : 249-254

BOSSER, J. — Description de deux nouvelles espèces de *Clerodendrum* L. (*Verbenaceae*) et identité de *C. brunsvigioides* Baker, *C. insolitum* Mold. et *C. villosicalyx* Mold. ..... nº 4 : 341-348

BOSSER, J., CADET, TH. † & GUÉHO, J. — Nouvelles observations sur des *Syzygium* (*Myrtaceae*) des Mascareignes .... nº 1 : 29-38

CADET, TH. †. — Voir BOSSER, J.

CHEADLE, V. I. — Voir GOLDBLATT, P.

CHERRIER, J.F. — Voir JAFFRÉ, T.

COUDERC, H. — Voir MORET, J.

DEROIN, T. — Anatomie florale de *Meiocarpidium* Engler & Diels (*Annonaceae-Unoneae*) .... nº 1 : 81-93

DORR, L. J. — Voir GOLDBLATT, P.

FOURNIER, A. — Quelques données quantitatives sur les formations herbacées d'altitude des monts Nimba (Ouest africain) .... nº 2 : 153-166

GOLDBLATT, P., RUDALL, P., CHEADLE, V. I., DORR, L. J. & WILLIAMS, C. A. — Affinities of the Madagascan endemic *Geosiris, Iridaceae* or *Geosiridaceae* .... nº 3 : 239-248

GORENFLOT, R. — Voir MORET, J.

GUÉHO, J. — Voir BOSSER, J.

GUYOT, M. — Les stomates du genre *Brunfelsia* (*Solanaceae*) .... nº 3 : 289-315

HALLÉ, N. — *Cola lizae* N. Hallé (*Sterculiaceae*), nouvelle espèce du Moyen Ogooué (Gabon) .... nº 3 : 229-237

HALLÉ, H. — *Okoubaka* Pellegrin & Normand est vraiment un genre de *Santalaceae* .... nº 4 : 355-364

HANSEN, C. — *Vietsenia scaposa* C. Hansen, a new species of the *Melastomataceae* for Vietnam .... nº 3 : 259-261

HANSEN, C. — *Poilannammia* C. Hansen (*Melastomataceae*), a new genus of four new species endemic to Vietnam .... nº 3 : 263-271

Hoogland, R. D. — Studies in the *Cunoniaceae* IV. Further notes on New Caledonian *Acsmithia* .... nº 4 : 393-398

Jacques-Félix, H. — Un *Amphiblemma* (*Melastomataceae*) nouveau du Cameroun. nº 2 : 125-127

Jacques-Félix, H. — Un nouvel *Heterotis* (*Melastomataceae*) du Gabon .... nº 3 : 255-257

Jacques-Félix, H. — Le *Melinis minutiflora* est une Graminée africaine .... nº 4 : 461-462

Jaffré, T., Morat, Ph., Veillon, J.-M. & MacKee, H. S. — Changements dans la végétation de la Nouvelle-Calédonie au cours du Tertiaire : la végétation et la flore des roches ultrabasiques. .... nº 4 : 365-392

Jaffré, T., Veillon, J.-M. & Cherrier, J.-F. — Sur la présence de deux *Cupressaceae*, *Neocallitropsis pancheri* (Carr.) Laubenf. et *Libocedrus austrocaledonica* Brongn. & Gris, dans le massif du Paéoua et localités nouvelles de Gymnospermes en Nouvelle-Calédonie ... nº 3 : 273-288

Jérémie, J. — L'identité de *Bonatia* Schltr. & Krause (*Rubiaceae*) .... nº 4 : 399-402

Jeune, B. — Morphogenèse foliaire du *Rhus typhina* L. (*Anacardiaceae*) .... nº 4 : 445-458

Kiehn, M. & Puff, C. — Karyological and dispersal biological notes on *Galium ankaratrense* Puff (*Rubiaceae*) .... nº 4 : 403-406

Klackenberg, J. — Revision of the genus *Tachiadenus* (*Gentianaceae*) .... nº 1 : 43-80

Klackenberg, J. — A new species of *Sebaea* (*Gentianaceae*) from Madagascar. nº 2 : 133-136

Lebrun, J.-P., Stork, A. L. & Wüest, J. — Une nouvelle espèce de *Polycarpaea* (*Caryophyllaceae*) d'Afrique tropicale .... nº 1 : 39-42

Lorence, D. H. — Voir Ramamoorthy, T. P.

MacKee, H. S. — Voir Jaffré, T.

Miquel, S. — Morphologie fonctionnelle de plantules d'espèces forestières du Gabon .... nº 1 : 101-121

Morat, Ph. — Voir Jaffré, T.

Moret, J., Azzioui, O., Couderc, H. & Gorenflot, R. — La différenciation de populations d'*Ornithogalum kochii* Parl. (*Liliaceae*) au Maroc et en Espagne : Essai biosystématique .... nº 2 : 177-194

Musselman, L. J. — Voir Ralston, D. M.

Petit, D. P. — Révision des genres *Atractylis*, *Carlina* et *Chamaeleon* (*Compositae*, *Cardueae*) au Maroc .... nº 4 : 407-440

Pham-hoang Ho. — Voir Smitinand, T.

Puff, C. — Voir Kiehn, M.

Puig, H. — Voir Sist, P.

Rakotondrainibe, F. — Note concernant deux espèces d'*Asplenium* endémiques de Madagascar : *A. gregoriae* Baker et *A. poolii* Baker .... nº 4 : 441-444

Ralston, D. M., Riches, C. R. & Musselman, L. J. — Morphology and hosts of three *Striga* species (*Scrophulariaceae*) in Botswana .... nº 2 : 195-215

Ramamoorthy, T. P. & Lorence, D. H. — Species vicariance in the Mexican flora and description of a new species of *Salvia* (*Lamiaceae*) .... nº 2 : 167-175

Raynal-Roques, A. — Trois nouvelles espèces africaines dans le genre *Striga* (*Scrophulariaceae*) .... nº 3 : 221-227

RICHES, C.R. — Voir RALSTON, D. M.

RUDALL, P. — Voir GOLDBLATT, P.

SACHET, M.-H. †. — The littoral species of *Sesbania* (*Leguminosae*) in the South Pacific islands and its relatives .... nº 1 : 3-27

SASTRE, C. — Studies on the Flora of the Guianas 27. Description d'un *Neblinaria* (*Bonnetiaceae*) nouveau de Guyana .... nº 2 : 129-131

SCHNELL, R. — Les formations herbeuses montagnardes des monts Nimba (Ouest africain) .... nº 2 : 137-151

SIST, P. & PUIG, H. — Régénération, dynamique des populations et dissémination d'un palmier de Guyane française : *Jessenia bataua* (Mart.) Burret subsp. *oligocarpa* (Griseb. & H. Wendl.) Balick. .... nº 3 : 317-336

SMITINAND, T. & PHAM-HOANG HO. — Nouvelles espèces d'*Ericaceae* d'Indochine. nº 4 : 349-354

STORK, A. L. — Voir LEBRUN, J.-P.

VEILLON, J.-M. — Voir JAFFRÉ, T.

WILLIAMS, C. A. — Voir GOLDBLATT, P.

WÜEST, J. — Voir LEBRUN, J.-P.

Revue bibliographique .... nº 4 : 463-464

Dates de diffusion de la section B, 9, 1987 :

1er trimestre : 18 septembre 1987
2e trimestre : 30 octobre 1987
3e trimestre : 15 janvier 1988
4e trimestre : 10 juin 1988

ISSN 0240-8937

QK1
.B9271

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique

phytochimie

4e SERIE T. 9 1987 N° 1

Janvier-Mars 1987

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. BRYGOO

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur PH. MORAT, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédacteur : J. JÉRÉMIE.
Comité de lecture : J. BOSSER, Paris ; E. BOUREAU, Paris ; F. EHRENDORFER, Vienne ; F. R. FOSBERG, Washington ; F. HALLÉ, Montpellier ; N. HALLÉ, Paris ; J.-L. HAMEL, Paris ; V. H. HEYWOOD, Reading ; L. A. S. JOHNSON, Sydney ; S. JOVET, Paris ; C. KALKMAN, Leiden ; L. LACOSTE, Paris ; J.-F. LEROY, Paris ; A. LE THOMAS, Paris ; R. LETOUZEY, Paris ; D. MOLHO, Paris ; R. E. G. PICHI-SERMOLLI, Perugia ; P. H. RAVEN, St Louis ; R. SCHNELL, Paris ; A. TAKHTAJAN, Léningrad ; M. VAN CAMPO, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc.

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 43.36.47.25. Ils sont examinés par les responsables de la revue, puis soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les *clés*.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscules, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

Illustrations : Le format maximum des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60. CCP Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60.

Abonnements pour l'année 1987 (Prix h.t.)

Abonnement général (Section A, B, C) : 1500 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 860 F.
Section B : *Adansonia*, botanique : 400 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 400 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 9, 1987, section B, *ADANSONIA*, n° 1.

MISSOURI BOTANICAL
AUG 16 1988
GARDEN LIBRARY

SOMMAIRE — *CONTENTS*

SACHET, M.-H. † — The littoral species of Sesbania (Leguminosae) in the South Pacific islands and its relatives 3

L'espèce littorale de Sesbania (Leguminosae) dans les îles du Pacifique Sud et les espèces affines.

BOSSER, J., CADET, Th. † & GUÉHO, J. — Nouvelles observations sur des Syzygium (Myrtaceae) des Mascareignes 29

New observations on Syzygium species (Myrtaceae) from the Mascarene Islands.

LEBRUN, J.-P., STORK, A. L. & WÜEST, J. — Une nouvelle espèce de Polycarpaea (Caryophyllaceae) d'Afrique tropicale 39

A new species of Polycarpaea (Caryophyllaceae) from tropical Africa.

KLACKENBERG, J. — Revision of the genus Tachiadenus (Gentianaceae) 43

Révision du genre Tachiadenus (Gentianaceae).

DEROIN, T. — Anatomie florale de Meiocarpidium Engler & Diels (Annonaceae-Unoneae) 81

Floral anatomy of Meiocarpidium Engler & Diels (Annonaceae-Unoneae).

BARNETT, L. C. — Two new species of Nesogordonia (Sterculiaceae) from Madagascar 95

Deux nouvelles espèces de Nesogordonia (Sterculiaceae) de Madagascar.

MIQUEL, S. — Morphologie fonctionnelle de plantules d'espèces forestières du Gabon .. 101

Functional morphology of forest species from Gabon.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 3-27.

The littoral species of *Sesbania* (*Leguminosae*) in the South Pacific islands and its relatives

M.-H. SACHET †

Summary : Discussion of the history, occurence, and typification of *Sesbania coccinea* (L. f.) Poiret, of Polynesia and New Caledonia, followed by a review of *Sesbania* sect. *Agati* (Adans.) Baker, recognizing six species, two of them new, one of these, *Sesbania mannii* proposed here as new, the other remaining unnamed, for lack of adequate specimens. The identity of *Sesbania formosa* (F. Muell.) Burbidge is clarified. *Sesbania coccinea* is analyzed in detail recognizing two subspecies, subsp. *coccinea* from the western Pacific (Fiji, Tonga, and New Caledonia) and subsp. *atollensis*, from eastern Polynesia. Within subsp. *atollensis* are recognized five varieties, *atollensis, marchionica, quaylei, parkinsonii*, and *tuamotensis*. Keys are provided for the species of subg. *Agati*, and for the subspecies and varieties of *Sesbania coccinea*. *Sesbania tomentosa* is treated only briefly and traditionally, as it is the subject of research by Miss Winona CHAR, in Hawaii.

Résumé : L'historique, la distribution et la typification de *Sesbania coccinea* (L. f.) Poiret, de Polynésie et de Nouvelle-Calédonie, sont discutés et suivis d'une révision de *Sesbania* sect. *Agati* (Adans.) Baker. Six espèces sont reconnues parmi lesquelles deux sont nouvelles : *Sesbania mannii* Sachet est décrit tandis que l'autre espèce demeure innomée en raison de l'absence de matériel suffisant. L'identité de *Sesbania formosa* (F. Muell.) Burbidge est clarifiée. *Sesbania coccinea* est étudié en détail ; deux sous-espèces sont distinguées : subsp. *coccinea* du Pacifique ouest (Fiji, Tonga, Nouvelle-Calédonie) et subsp. *atollensis* de l'est de la Polynésie. Cinq variétés sont reconnues au sein de la sous-espèce *atollensis* : var. *atollensis*, var. *marchionica*, var. *quaylei*, var. *parkinsonii* et var. *tuamotensis*. Des clés de détermination des espèces du sous-genre *Agati* et des sous-espèces et variétés de *Sesbania coccinea* sont données. *Sesbania tomentosa*, dont l'étude à Hawaii constitue le sujet de recherche de Mlle W. CHAR, est ici traité de manière brève et classique.

Marie-Hélène Sachet †, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C. 20560, U.S.A.

HISTORICAL INTRODUCTION AND TYPIFICATION OF SESBANIA COCCINEA

The plants of the South Pacific islands were first brought to the notice of European botanists by scientific voyages, one of the earliest being Capt. James COOK's first expedition in the Endeavour (1768-1771). Joseph BANKS and Daniel SOLANDER were the botanists, and Sydney PARKINSON one of the artists. He drew and painted almost 1,000 portraits of plants.

Why the botanical results of the expedition were not published as a flora, with descriptions of many new species, has been explained many times, and lately in a volume devoted to PARKINSON's work and its significance (CARR, 1983). The chapter on the Society Islands

plants by F. R. FOSBERG and myself (1983, pp. 76-107) includes nomenclatural information on the paintings chosen to be reproduced in the volume. How some of the manuscript names applied to collections of the first voyage were published by the botanists of the second voyage (J. R. & G. FORSTER) and by others (e.g. SEEMANN) has also been discussed repeatedly in botanical literature.

One of the most beautiful PARKINSON paintings from the Society Is. (CARR, 1983, pl. 79) represents a leguminous shrub or small tree which must have been fairly common on coral strands in the Tuamotu and Society Islands, and for which SOLANDER's manuscript name is *Aeschinomene speciosa*. It has large pea-flowers of vivid orange and red combinations of colors, often an orange background marked with a wash, spots or streaks of bright red. It is also illustrated in a sketch by G. FORSTER, preserved in the British Museum (Nat. Hist.), and labelled *Aeschynomene coccinea*, from Raiatea local name " owaij ".

This plant was still common in the Tuamotus at the time of the Bishop Museum Mangarevan Expedition (in 1934) and can still be found on some atolls. I collected it on Rangiroa in 1963 and in Takapoto in 1974. It has not been reported from any of the high islands of the Society group in recent years, but survived in Tetiaroa in 1973 and in Tupai Atoll where it was collected in 1974 and 1983, and observed in 1981.

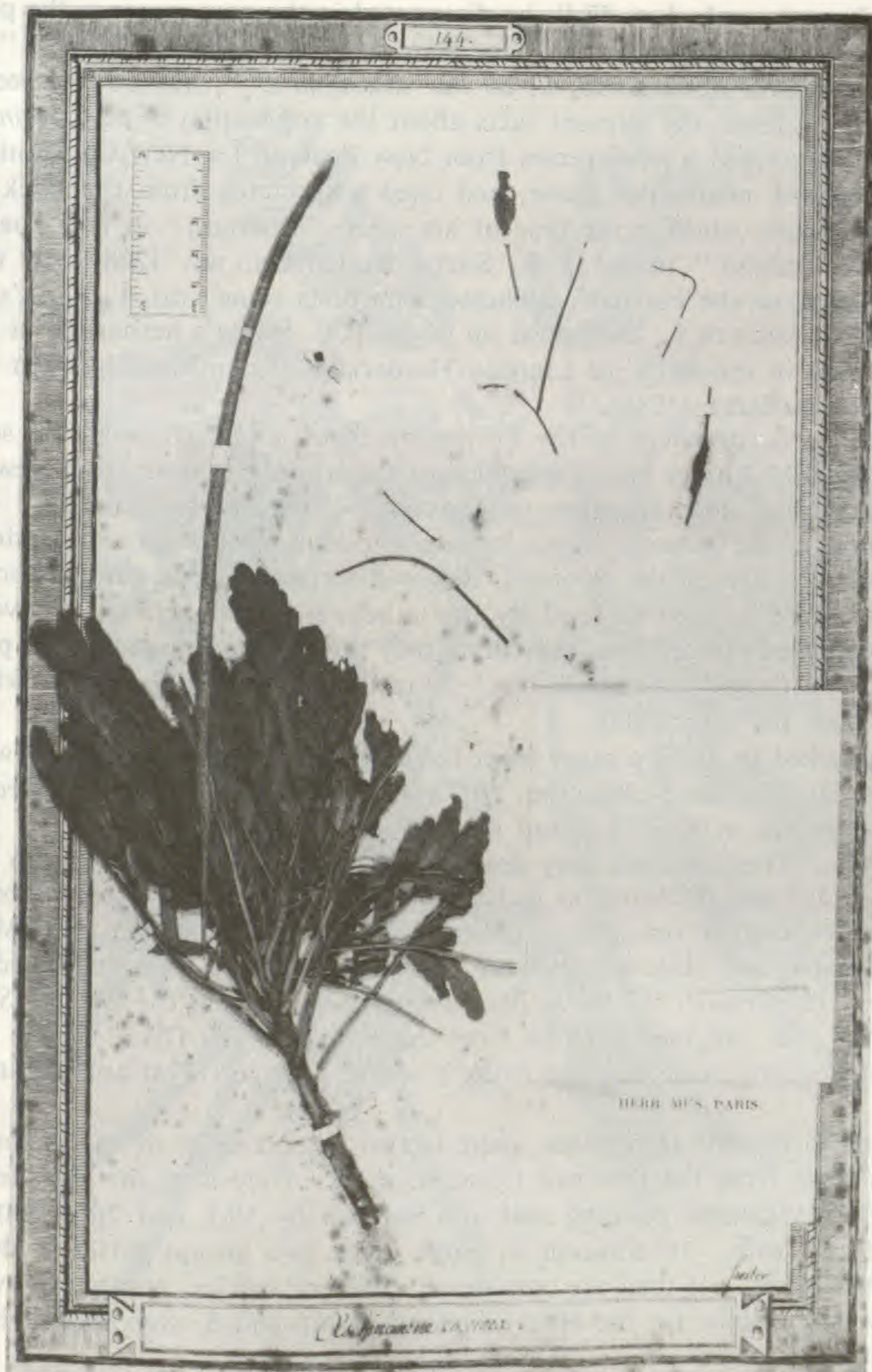
The names used for this plant have been discussed by H. ST. JOHN (ST. JOHN & PHILIPSON, 1962, pp. 184-186), who renamed it *Sesbania atollensis* St. John, followed by A. C. SMITH (1978, pp. 401-402). Curiously, both these authors mention the name *Sesbania coccinea* (L. f.) Poir., but do not explain what it is, nor why they do not apply it to the plant in question. Earlier, E. D. MERRILL (1954, p. 347) had also discussed and dismissed this name. The epithet " *coccinea* " is so singularly appropriate for this plant, besides being the earliest (1781), that it appeared necessary to study it anew. It was used on some of the collections made during COOK's first voyage as well as on the second (by the Forsters) and in G. FORSTER's Prodromus (1786, p. 51, n. 273).

LINNAEUS filius first published the epithet *coccinea* in 1781 (Suppl. pl. : 330) as follows :

> " *Coccinea aeschynomene arborea, foliis pinnatis ; foliolis numerosis linearibus obtusis pulverulentis, leguminibus compressis aequalibus.*
> *Habitat in Nova Zeelandia. Eques Bäck.*
> *Flores maiores, rubri.* "

Here appears the first element of confusion : No plant that could correspond to this description occurs in New Zealand. It seems obvious that it is an error for New Caledonia : G. FORSTER used this name in 1786, giving the locality as " *Societatis insulae, Botanicesque insula* " (Botany island is a small coral island between New Caledonia and Isle of Pines, considered to be the same as Amere I.), and it appears in FORSTER's hand on collections from the Society Islands and New Caledonia. MERRILL had noted that " New Caledonia was intended ".

Another element of confusion arises from the fact that many authors have considered LINNAEUS f.'s name as synonymous with *A. grandiflora* (L.) L. (= *Sesbania grandiflora* (L.) Poir.). MERRILL (1954) maintained this disposition, repeating his remarks of 1917 (p. 267). The alleged synonymy involves RUMPHIUS names' and plates and will be discussed below.



Pl. 1. — **Sesbania coccinea** subsp. **coccinea** : *Forster herbarium sheet, no. 144* (Paris). By courtesy of Laboratoire de Phanérogamie, Muséum, Paris.

The really curious thing is that while G. FORSTER mentioned one of these plates, " Toeri-Mera. Rumph. amb. I. t. 77 ", he discounted in the next sentence the possibility of *Aeschynomene coccinea* applying to the same plant as *A. grandiflora* (L.) L. : " *Differentia specifica A. grandiflorae emendanda, ut ab hac distinguatur* ", but no one seems to have noticed this. In any case, the relevant facts about the application of *A. coccinea* L. f. are that LINNAEUS f. described a new species from New Zealand [= New Caledonia], undoubtedly using a FORSTER manuscript name, and cited a specimen from the Bäck herbarium, and that this specimen, which is the type of his species, is extant. It is a FORSTER collection, from " N. Zeeland " in the J. E. SMITH Herbarium, no. 1208.5, at the Linnean Society. How some of the Forsters' duplicate collections came into A. BÄCK's herbarium, were described by LINNAEUS f., and ended up in the J. E. SMITH's herbarium at the Linnean Society rather than in the BÄCK or Linnean Herbaria is documented by JUEL (1924), and discussed further by EXELL (1931).

I have seen many specimens of the Polynesian plant, and collected it on several atolls but until late 1981 I had never seen a specimen of the strand *Sesbania* from New Caledonia, and had not paid too close attention to FORSTER's " Botanicesque insùla " because the localities for many of the Forsters' plants include several island groups and specimens cannot always be found to match all the records. It is well recognized that the first botanists (and zoologists) in the tropics, overwhelmed by the unbelievable numbers of " novelties " they encountered, tended not to recollect something they thought had already been preserved, or even to discard " inferior " specimens for " better " ones found elsewhere, which may or may not have been the same thing.

Then I was asked to name a plant from Lifou Island (Loyalty Is. near New Caledonia) by the collector, Dr. Maurice SCHMID (no. *1033*), and I called it *Sesbania coccinea* (L. f.) Poiret. In the herbarium at Kew, I found another specimen from the Loyalty Is., *Däniker 2214* from Ouvéa. These two are very similar, with leaves crowded at the tip of the twigs and folioles crowded and thickened as in halophytes. They have the same habitat, a rocky limestone strand exposed to sea spray. Other specimens at Kew and in the BM Herbarium have the same habit, and they are all from the New Caledonia area, collected on COOK's second voyage. They match the SMITH Herbarium sheet, so that the type of *Sesbania coccinea* (L. f.) Poir. var. *coccinea* must be from that area, Botany Island or Isle of Pines. I have seen no collections made between COOK's second voyage (1774) and DÄNIKER's exploration (1924).

At Kew and in the BM Herbarium, there is also a good series of specimens from Polynesia, most of them from the first two COOK voyages. They have the light feathery habit of the beautiful PARKINSON painting and are matched by 19th and 20th centuries collections, including my own. In addition to habit, these two groups differ in details, which will be described below. If they are considered different species, names are available, *Sesbania coccinea* (L. f.) Poir. for the New Caledonia group and *S. marchionica* F. Brown for the Polynesian one.

A. C. SMITH (1978) has reported the species as *S. atollensis* St. John from the Lau Islands of Fiji, but curiously, it is not known from other coral islands such as the Cook Is. or Niue. It may well occur on some of them, however, since it is nowhere very common and can easily be missed.



Pl. 2. — Painting of **Aeschynomene speciosa** (= **Sesbania coccinea** var. **parkinsonii**) drawn and painted on Captain Cook's first voyage around the world, by Sydney Parkinson, from living plant, at Tahiti. By courtesy of the Trustees of the British Museum (Natural History), London.

THE GENUS SESBANIA ADANSON

SESBANIA Adans. *corr.* Scopoli.

Intr. : 308 (1777), *nom. cons.* ; DC., Prodr. 2 : 264 (1825) ; BAKER, Fl. Brit. India 2 : 114 (1876) ; GILLETT, Kew Bull. 17 (1) : 91-159 (1963).
— *Sesban* ADANS., Fam. 2 : 327 (1763) ; POIR. *in* LAM., Encycl. Méth. 7 : 126 (1806).
— *Agati* ADANS., Fam. 2 : 326 (1763) ; DESVAUX, Jour. Bot. 1 : 120, t. 4, f. 6 (1813) ; DC., Prodr. 2 : 264 (1825).

SCOPOLI did not propose a new name but only latinized ADANSON's orthography, therefore combinations in *Sesban* are valid in *Sesbania* (ICBN 75.1, 75.3, 1983).

Trees, shrubs or herbs ; leaves pari-pinnately compound, leaflets usually numerous ; stipules present, small, usually caducous ; stipels present or absent ; inflorescence axillary, racemose, bracteate and bracteolate ; flowers very zygomorphic ; calyx campanulate to somewhat gibbous, variously lobed or subtruncate ; corolla with petals tending to be clawed, vexillum subequal with wings and keel, with or without appendages near base ; stamens diadelphous, vexillary free ; ovary with many ovules, stigma small ; fruit linear, transversely septate.

Many species in tropical, subtropical and warm temperate regions ; two or more native and several introduced in Pacific oceanic islands. The Indo-Pacific species are regarded here as belonging to two subgenera following BAKER (*l. c.*), subg. *Sesbania* and subg. *Agati*.

STATUS OF SUBGENUS AGATI (Adanson) Desvaux ex Baker

ADANSON's genus *Agati*, typified by *Robinia grandiflora* L., is cited above as a synonym of *Sesbania* but was accepted and maintained as a genus by most botanists for the first hundred years after its publication. DESVAUX (1813) placed 4 species in *Agati : grandiflora, coccinea, cannabina* and *virgata* " which used to be s, " but DE CANDOLLE (1825) kept only the first two : *cannabina* he placed in *Sesbania*, and *virgata* in his new genus *Coursetia*. BAKER (1876) reduced *Agati* to subgeneric rank under *Sesbania* and placed only *Sesbania grandiflora* in it, considering *S. coccinea* as a synonym or at most as a name for a redder form. This disposition of *Agati* has been followed in recent treatments by GILLET (1963), BURBIDGE (1965) and others. No one however, has stated clearly the differences between these two subgenera.

BURBIDGE placed two species in subg. *Agati, S. grandiflora* and *S. formosa. S. coccinea* (L. f.) Poir., *S. tomentosa* H. & A. and its allies endemic in Hawaii, and two close relatives of *S. grandiflora* described below, also belong here. The species of subgenus *Agati* will be briefly described and discussed, as they have been confused or not satisfactorily separated. *Sesbania coccinea*, extending from New Caledonia eastward across the south Pacific to eastern Polynesia will be treated here in detail.

Subgenus *Agati* has been vaguely considered to include the large-flowered members of *Sesbania*, BAKER adding that the flower buds are curved rather than straight. The pods

have not been used in defining the two subgenera discussed here. (Two more subgenera include only African or American species). Most *Sesbania* descriptions do not mention whether or not the pods are dehiscent, or simply say that they are (POLHILL & SOUSA, 1981 : 284). However, in none of the specimens of *S. coccinea* or *S. tomentosa* and in only two or three of the scores of sheets examined of *S. grandiflora*, I have seen dehiscent pods and these only very tardily so. There is no published information on the ripe pods of the Australian *S. formosa* (F. Mueller) Burbidge, but through the courtesy of Dr. Colin WOODROFFE, I have received nearly mature pods (*Woodroffe 598*, US). They do not seem to dehisce spontaneously, but some of the more mature ones split when sharply bent. These pods are thinner and less stiff than those of the other three species and may be more spontaneously dehiscent when older. In any event, the tendency toward indehiscence of the pods can be accepted as a feature of subgenus *Agati*.

Contrasting characters of the two subgenera in the Indo-Pacific region follow :

Subg. *Sesbania*	Subg. *Agati*
Flowers usually less than 3 cm long.	Flowers large, 3 cm or more in length.
Flower buds straight or slighly curved.	Well developed flower buds strongly curved.
Pods dehiscent (so far as known to me).	Pods indehiscent or valves separating only very tardily as when bent or under pressure.
Chromosomes 2n = 12, occasionally 2n = 24.	Chromosomes 2n = 24, larger.
Plants tending to be herbaceous or becoming woody below, occasionally shrubs.	Plants woody, up to tall trees.

This comparison shows how the subgenera are set apart and at the same time supports their disposition as subgenera rather than genera.

The chromosome numbers cited above for subgenus *Sesbania* are summarized from tables in GILLET (*l.c.*, pp. 96-97) and various atlases of chromosomes numbers. For subgenus *Agati*, we were fortunate to obtain seeds of three species, and Mr. Royce OLIVER made counts on root tips as follows : *Sesbania grandiflora* (*J. Florence s.n.*, Arue, Tahiti, 17 July 1984) ; *S. formosa* (*Woodroffe 599*, Old Kapalga Floodplain, N.T., Australia) ; *S. coccinea* subsp. *atollensis* (*Sachet 2036*, Takapoto Atoll, Tuamotu). All have 2n = 24. The number reported for the *S. tomentosa* group from Hawaii is also 24 (W. CHAR, personal communication ; CARR, Amer. Jour. Bot. 65 : 236-242, 1978).

Besides *S. coccinea* and *S. formosa*, two other species have been confused or lumped with *S. grandiflora*. They have apparently never been described and named. One of these is described here and named *mannii*. The other is described and discussed following *S. grandiflora* which it resembles except for smaller flowers and bilabiate calyx. I do not propose a name for it because of the inadequacy of the single available specimen.

The five (or six) species of this subgenus may usually be distinguished by the following key. Material available to me of the Javanese plant is so poor that it should not serve as type of a new species, at least until an effort is made to relocate the plant. We have seen very little of *S. mannii,* but it is well-enough characterized that a name should be made available for it and attention directed to it.

Key to species of Sesbania subg. Agati

1. Calyx opening by a circumscissile dehiscence or splitting irregularly or into 2 unequal triangular lobes or along convex side .... *S. grandiflora*
1. Calyx not opening by circumscissile dehiscence, margin of mature calyx with 5 definite lobes or bilabiate 2
  2. Calyx bilabiate .... *Sesbania sp.* (from Java)
  2. Calyx with 5 triangular lobes or somewhat acuminate teeth 3
    3. Calyx in bud with a differentiated apical portion with 5 tomentose ridges joining in an acute point .... *S. formosa*
    3. Calyx in bud fusiform, apex merely pointed, not differentiated or ridged 4
      4. Calyx 1.5-3 cm long, cylindric, narrower than long .... *S. mannii*
      4. Calyx about 1-2 cm or less long, more or less campanulate............ 5
        5. Plants appearing notably hairy, vexillum strongly reflexed, pods rarely reaching 20 cm long .... *S. tomentosa (s.l.)*
        5. Plants green, leaves usually sparsely strigose, young growth often densely so or sericeous, vexillum only somewhat reflexed, mature pods mostly well over 20 cm long . . *S. coccinea*

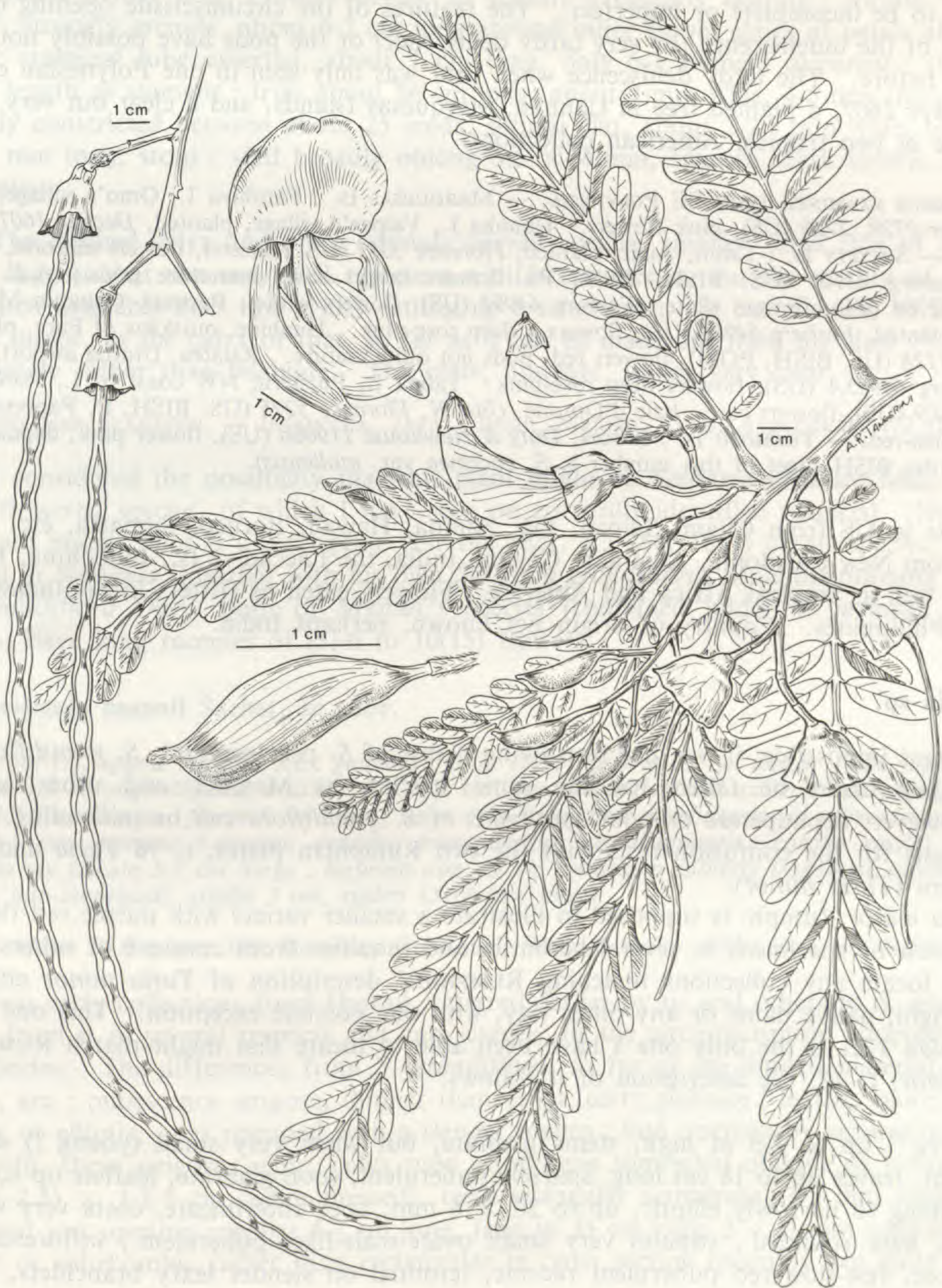
Description of species

Sesbania grandiflora (L.) Poir.

Encycl. Méth. 7 : 127 (1806), as *Sesban* ; Pers., Syn. 2 : 316 (1807), as *Sesban*.

— *Robinia grandiflora* L., Sp. Pl. : 722 (1753).
— *Aeschynomene grandiflora* (L.) L., Sp. Pl., ed. 2 : 1060 (1762).
— *Agati grandiflora* (L.) Desv., Jour. Bot. 1 : 120, t. 4 (1813).

Small or medium trees, loosely branching, very young parts densely tomentose, soon glabrate ; leaves about up to 30 cm long, with 15 to 20 pairs of leaflets, these oblong to elliptic, apices rounded to subtruncate or slightly emarginate, (2.5)-3 to 4(-4.5) × (0.8)1 to 1.5(-1.8) cm, pairs opposite but rarely a few distal ones alternate ; stipules small, ovate, thin, caducous when very young ; racemes axillary, 5 to 9 cm long not counting flowers, few-flowered with small ovate-acuminate bracts subtending flower-buds, these bracts caducous when very young ; flowers 9 to 11 cm long, buds arcuate ; calyx closed in young buds, fusiform, apex acuminate, tomentose, not differentiated, either splitting longitudinally along the convex side making a spathe-like calyx, or irregularly or into 2 unequal triangular lobes, or breaking in a circumscissile manner, the distal portion remaining like a cap on the end of the bud almost until the flower opens, leaving the cylindric to campanulate lower part of the calyx thus irregularly truncate or irregularly toothed, rather than regularly 5-toothed or 2-lobed, 1-2 cm long ; flower white or rose-pink to red, opening tardily ; vexillum somewhat to quite reflexed, without calli ; keel-petals with a sharp lobe near base of the concave margin ; staminal tube about 10-12 cm long, geniculate or auriculate near base ; anthers bluntly lanceolate, 4-4.5 mm long ; pods hanging vertically on elongate inflorescence rhachises, stiff, indehiscent (rarely tardily splitting especially if bent or twisted), rectangular in cross-section, to 63 × 0.7 × 0.4 cm including the 3-5 cm stipe and 2-3 cm beak ; seeds 8 × 4-4.5 mm, oblong, slightly curved, ends rounded, dull brown.



Pl. 3. — **Sesbania grandiflora** : Habit, young bud showing undifferentiated apex, older buds showing circumscissile dehiscence of calyx, open flower and mature fruit. Drawing by Alice TANGERINI.

Unfortunately satisfactory collections of this species are not abundant and descriptions are likely to be incomplete or imperfect. The features of the circumscissile opening of the calyx and of the indehiscence (or very tardy dehiscence) of the pods have possibly not been described before. The tardy dehiscence when bent was only seen in one Polynesian collection, *Decker 1607*, a planted tree in Uahuka, Marquesas Islands, and a clear but very tardy dehiscence in two tropical American collections.

SPECIMENS EXAMINED FROM SE POLYNESIA. — MARQUESAS Is. : Fatuhiva I., Omo'a village, planted, *Decker 2728, 2729* (US), pink flowers. Uahuka I., Vaipae'e village, planted, *Decker 1607* (US), dry pods. — SOCIETY Is. : Tahiti, Auae, planted, *Florence 3381* (US 2 sheets), flowers maroon, young pods ; *Fosberg 63109* (US, BISH, POM, P), flowers bright rose, immature pods ; *A.E. Wolf (Sachet's) 2704* (US), flowers white ; *Fosberg 64992* (US), flowers white ; Papeari, Gauguin Museum grounds, planted, *Fosberg 64988* (US), flowers a deep rose-pink. Huahine, outskirts of Fare, planted, *Fosberg 61128* (US, BISH, POM), flowers red, pods not quite mature. Raiatea, Uturoa airport, planted, *Fosberg 64985A* (US), flowers deep rose-pink. Tahaa I., Pueheru, NW coast of I., *Fosberg & Sachet 63409* (US), flowers rose ; baie d'Otuone, côte W, *Florence 5275* (US, BISH, P, Papeete), flowers purplish-red. — TUAMOTU Is. : Raroia, *Doty & Newhouse 11906b* (US), flower pink, depauperate specimen (the BISH sheet of this number is *S. coccinea* var. *atollensis*).

Sheets in US from Guam, Saipan, Fiji, Samoa, Hawaii, Borneo, Sumatra, etc. Also known from New Caledonia, Australia, Ceylon, India, the Laccadive Is., Indochina, Philippines, as well as tropical Africa and America. Flowers eaten as fritters in Southeast Asia and the Philippines. Country of origin not known, perhaps India.

Sesbania sp.

It seems impossible, if one has seen living plants of *S. coccinea* and *S. grandiflora*, to believe they could be taken for the same species, as MERRILL and other authors did. However, depauperate or poor specimens of *S. grandiflora* can be misleading. Part of the basis for the confusion rests with the two Rumphian plates, t. 76 *Turia* and t. 77 Toeri-Mera (*Turia minor*).

Turia minor Rumph. is supposed to illustrate a smaller variety with purple red flowers. Examination of specimens in several herbaria, and inquiries from curators of others, have failed to locate any collections matching RUMPHIUS' description of *Turia minor* either in looks, origin, native name or any other way, with one possible exception. This one sheet, *Angarwulan 172*, is the only one I have been able to locate that might match RUMPHIUS' *Turia minor*, t. 77. A description of it follows.

" Tree " up to 2.5 m high, stems glabrate, but when very small (young ?) densely puberulent, leaves up to 18 cm long, sparsely puberulent, soon glabrate, leaflets up to 14-15 pairs, oblong to narrowly elliptic, up to 20 × 6 mm, apex subtruncate, costa very slightly apiculate, base rounded ; stipules very small ovate-scale-like, puberulent ; inflorescence a small loose, few-flowered puberulent raceme, terminal on slender leafy branchlets, lateral on twigs, rhachis zig-zag, several cm long, inflorescence branches of several short internodes, then a very short pedicel expanding into a turbinate receptacle, this and calyx glabrous ; calyx somewhat bilabiate, slightly inflated, tube about 1 cm long and wide, cylindric or subventricose, lower lobe about 2.5 mm long, acute or slightly dentate, slightly recurved, upper

lobe about 6 mm long, broadly obtuse or slightly irregularly dentate ; corolla " purplish red ", strongly arcuate, about 6-7 cm long around outer curve, claws of petals about 2 cm long ; staminal tube exserted, about 7 cm long, only 6-7 stamens apparent ; style about same length as stamens ; fruit about 36 cm long, about 7 mm wide, 4-5 mm thick, laterally slightly constricted between about 25 seeds, sutures flat, about 2-2.5 mm wide, beak about 4-4.5 mm long, stout ; seed broadly oblong 6.5 × 4 mm, smooth, dark brown, ends subtruncate.

The bilobed calyx and more strongly curved corolla, smaller than that of *S. grandiflora* suggest that this may well represent a different species, but the quality of the single specimen available does not justify setting up a new taxon. It can scarcely be RUMPHIUS' *Turia minor*, as the calyx of that, so far as it can be made out from his plate 77, seems to be dentate rather than bilabiate. The plate, however, is not very clear.

SPECIMEN EXAMINED. — INDONESIA, JAVA : Jiwan, Madiun, 63 m, *Angarwulan 172* (L).

I considered the possibility that this plant might be *Sesbania javanica* Miq., a rather large-flowered species, of which I have seen no critically identified material. However, it does not match MIQUEL's description (Fl. Ind. Bat. 1 : 288, 1855) of his species, which he placed in *Sesbania* (together with his own *Sesbania grandiflora*) while maintaining *Agati* for *A. grandiflora* Desv. Both of MIQUEL's species (combined under *S. javanica* in recent works) have long racemes of (5)-6 to 10(15) flowers.

Sesbania mannii Sachet, *sp. nov.*

Arbor (?), sparse strigosa mox glabrata ; folia 10-15 maxime 25 cm longa, 11-20 jugata, foliola oblonga vel oblongo-elliptica, maxime 4 × 1.2 cm, mucronata ; racemi axillares laxi pauciflori, pedicellis 3-3.5 cm longis ; flores 8 cm longi ; calyx cylindricus basi subobliquus vel subventricosus 1.5-2.5 × 1-1.5 cm, margine 5-dentati, dentibus triangularibus vix acuminatis ; corolla vexillo recurvato-carinato vix falcato 5-7 cm longo ; legumen non vel vix torulosum subteres transverse subrhombicum, suturis non-incrassatis, stipite 5 cm, rostro 13-14 mm longo.

TYPE : *Mann & Brigham 589*, Hawaiian Is., Kauai, Waimea (holo-, GH ; iso-, US, BISH).

Two early collections from Hawaii, referred earlier by us and others to *S. grandiflora*, differ from it in several respects and can scarcely fit the circumscription adopted here for this species. The differences from *S. grandiflora*, so far as the limited material available shows, are : pubescence strigose, thinner than usual, early glabrate ; leaflets more narrowly oblong or elliptic, apex rounded with a slender mucro ; bud opening by separation of definite teeth, these strigose, acute, calyx tube at anthesis somewhat oblique or subventricose, 1.5-2 (-2.5) × 1-1.5 cm (when pressed), teeth triangular acuminate, 3-5 mm long, mature buds and just opening corollas 6-7 cm long, fruit to 35 cm long, 5 × 3 mm wide and thick, elliptic or subrhombic rather than rectangular in cross section (possibly not quite mature).

This could be included in the broadest circumscription of *S. grandiflora* by ignoring the peculiar calyx dehiscence of *S. grandiflora* and the more slender and differently shaped pods of the MANN & BRIGHAM collection. Such a course would hide these very real differences. It would be desirable to have for examination a broader sample of *S. grandi-*

flora, in order to be certain that this curious Hawaiian plant was not, as is likely, an introduction from elsewhere. One very incomplete specimen, *Gaumer 670* from Yucatan, has the calyx similar to that described here but somewhat smaller. It may be the same. Perhaps the present account will serve to call attention to the problem.

SPECIMENS EXAMINED. — HAWAIIAN Is. : " Sandwich Island " : *U.S. Exploring Expedition* (US). Kauai : Waimea, *Mann & Brigham 589*, type.

Sesbania formosa (F. Mueller) Burbidge

Austr. Jour. Bot. 13 (1) : 103-141 (1965).

— *Agati formosum* F. MUELLER, Fragm. 2 : 88 (1860).

Agati formosum, like *Sesbania (Agati) coccinea*, was denied an identity of its own by Australian botanists and confused with *S. grandiflora* until BURBIDGE examined it closely. Both species are trees, and have very large flowers. Beyond this, their differences are clear.

The following description is based on specimens examined, but amplified in a few places from that of BURBIDGE (*l.c.*).

Tree to 10 m tall, with rough, furrowed bark, young growth glabrous to somewhat appressed pubescent, glabrate with maturity ; leaves to 40 cm long, with up to 18 pairs of opposite to subopposite leaflets, these narrowly ovate to elliptic or broadly lanceolate, with slender subulate mucros, stipellate or stipels obsolete ; stipules ovate or ovate-lanceolate, curled and involute on drying, caducous ; racemes to 12 cm long, loose, few-flowered, pedicels to 3 cm long at anthesis, bracts (bracteoles) small, early caducous, buds ovoid fusiform, from the first showing a broadly ovoid 5-angled terminal portion set off by a slight constriction, the angles notably tomentose, opening gradually with the corolla pushing out and spreading the very distinct triangular calyx lobes, these with thickened margins tomentose-ciliate, calyx when mature campanulate broader than long, lobes broadly triangular, apex obtuse, but abruptly mucronate ; flower said to be white or creamy, or cream-green ; corolla in bud curved distally, to 12-14 cm long measured around the convex side, vexillum broadly obovoid, strongly clawed, base of blade cordate, without calli, wing petals asymmetrically elliptic, clawed, curved, tips connate, keel petals strongly curved, with a long claw, and a sharply acuminate lobe near the base of the concave margin, convex margins connate to near the narrow tips ; staminal column subequal with or slightly exceeding the corolla, strongly " auriculate " or geniculate near base, anthers broadly linear, about 3.5 mm long, style slightly exceeding stamens, stigma minute, oblique, slender ; fruit to 60 cm long, stipe to 5 cm long, beak 3-5 cm, in cross section somewhat rhombic ; seeds narrowly oblong, 5-7 × 2 × 1.5 mm, dull black, hilum circular, hilar side of seed not at all concave, hilum with a white ring and a black pit inside it, ends of seed rounded to subtruncate.

This species, by some authors united with *S. grandiflora*, differs clearly from that species in the ovoid 5-angled limb of the bud, differentiated from very early into the 5 tomentose-margined broadly triangular calyx lobes, broadly campanulate calyx, more strongly cordate vexillum, wing-petals connate distally, sharply acuminate rather than acute



Pl. 4. — **Sesbania formosa** : Habit, young bud showing differentiated apex, older buds showing lobed calyx limb, open flower, and mature fruit (fruit from material sent by Colin WOODROFFE, Darwin, N. T., Australia). Drawing by Alice TANGERINI.

lobes on keel-petals, and in the much more slender fruit, rhombic rather than rectangular in cross-section, valves thinner with much less thickened margins ; seeds much narrower. In both species, the calyx remains at the base of the young pod but eventually breaks off and slides down the pod and off.

Sesbania formosa was described from the Northern Territory of Australia, and is endemic to the tropical area of northwestern Australia (Northern Territory and Western Australia) with a record from Cape York, Queensland. It is found on river banks and wide alluvial plains or swamps.

SPECIMEN EXAMINED. — N.W. AUSTRALIA, *s.l.* : *von Mueller s.n.* (P), one pod only (very probably this rather than *S. grandiflora*). — WESTERN AUSTRALIA : between the Ashburton and DeGray rivers, *Dr. E. Clement s.n.* in 1897 (P) " cork wood " (part of a leaf with a few folioles, quite a few buds in different stages of growth, showing the toothed calyx very well). Banks of the Lower Ashburton River, *Alex Morrison s.n.*, 12.10.1905 (P, 2 sheets ; US, 2 sheets). King Leopold Ranges, 22 mi SSW of Mt. House Station, Kimberleys, *M. Lazarides 6457* (US) " Commonly fringing stream channels with *Eucalyptus camaldulensis* and *Imperata cylindrica* var. *major* " (under this number, photos showing habit of tree with hanging flower clusters, and detail of corky deeply fissured bark). — NORTHERN TERRITORY : Old Kapalga Floodplain, South Alligator River, N.T., *Woodroffe 598* (US, immature pods only) and *599* (US, seeds only) ; same locality, seasonally fresh water inundated " black soil " plains, *Woodroffe 699* (US), flowering twigs. Near Wavehill Police station, N.T., sandy river bank near water, *R. A. Perry 2241* (US). Near Buffalo Hill, 9 mi NNW of Leguna Station, N.T., estuarine plain with *Melaleuca sp., Themeda sp.* and *Heteropogon sp., R. A. Perry 2600* (US).

Sesbania tomentosa Hook. & Arn., *s.l.*

Bot. Beechey Voy. : 286 (1841) [1838].

— *Agati tomentosa* (Hook. & Arn.) NUTT. ex A. GRAY, Bot. U.S. Expl. Exped. 15 (1) : 409-410 (1854).

I have used this name, *sensu latissimo*, for the complex of taxa endemic to the Hawaiian Islands, because although some have been differentiated and named as varieties or even species, recent work involving the whole complex has not been published as yet (W. CHAR, pers. comm.). *Sesbania tomentosa s.s.* was described from " Acapulco " but in fact is from Oahu Island, the collector, G. T. LAY, who remained on Oahu while the Expedition went to the North Pacific, being too ill to travel to any other island. In Hawaii, the ship Sulphur stopped only in Oahu and Niihau (BEECHEY, 1831, 1 : 231-234, 2 : 410-411).

There are taxa in this group from all or most of the volcanic islands, from Necker to Hawaii, and they vary in stature, habit, tomentum and other characters ; their differences usually appear greater than those separating the varieties in *Sesbania coccinea* subsp. *atollensis*.

I offer here a short description of *S. tomentosa* in the traditional sense, to place it in subgenus *Agati*. A detailed treatment, distinguishing a number of segregate species will be published by Winona CHAR, of the University of Hawaii.

Sesbania tomentosa Hook. & Arn., *sensu lato* :

Prostrate to erect shrubs and small slender trees, from usually notably tomentose or sericeous, to strigose or rarely almost glabrous ; leaves (6-) 8-15 (-20) cm long, varying from

scattered along several dm of branchlet to congested on the distal few cm, with 6 to 12 (-15) pairs of leaflets, these oblong, 1-2.5 × 0,5-1.2 cm, rounded at both ends, mucronulate ; stipules linear-lanceolate, acuminate, caducous ; racemes axillary, slender, few flowered, much shorter than leaves ; young buds densely sericeous, fusiform, apical portion somewhat differentiated, acute, lobes early becoming separated ; older buds straight to somewhat curved ; calyx cup-shaped, usually as broad as long or broader, slightly but not conspicuously inflated, sharply lobed or toothed, teeth acute to almost subulate ; flowers at anthesis 4-5 cm long, vexillum reflexed, usually bearing two prominent calli on the inner surface of the claw below the base of the blade (W. CHAR, pers. comm.) ; fruit 10-15, rarely to 20 cm long, at maturity becoming subterete, somewhat torulose, straight to somewhat arcuate, about 4 mm wide, 2.5-3 mm thick, stipe 5-8 (-15) mm, beak 10-15 mm ; seed oblong, 4-5 × 2.5 × 3 mm, smooth, brown, ends rounded, hilum side slightly concave.

Sesbania coccinea (L. f.) Poir.

Encycl. Méth. 7 : 127-128 (1806) ; SEEM., Fl. Vit. : 54 (1865).

— *Aeschynomene coccinea* L. F., Suppl. Pl. : 330 (1781) ; FORST. F., Prodr. : 51 (1786) ; MURRAY, Syst. Veg. ed. 14 : 671 (1784).
— *Coronilla coccinea* (L. f.) WILLD., Sp. Pl. 3 : 1146 (1802).
— *Sesbania coccinea* (L. f.) POIR., Dict. 7 : 127 (1806), as *Sesban*.
— *Agati coccinea* (L. f.) DESV., Jour. Bot. 3 : 120, t. 4, f. 6 (1813) ; DC., Prodr. 2 : 266 (1825) ; GUILLEMIN, Zephyritis Taitensis : 62-63 (1837).
— *Aeschynomene speciosa* SOL. ex SEEM., Fl. Vit. : 55 (1865).
— *Agati tomentosa sensu* NADEAUD, Enum. Pl. Ind. Tahiti : 79 (1873), *non* (H. & A.) NUTT. ex GRAY, Bot. U.S. Expl. Exped. 15 (1) : 409-410 (1854).
— *Sesbania speciosa* F. BROWN, Bishop Mus. Bull. 130 : 110 (1935), *nom. illeg., non S. speciosa* TAUB. ex ENGLER 1894.
— *Sesbania marchionica* F. BROWN, Bishop Mus. Bull. 130 : 109-110 (1935).
— *Sesbania atollensis* ST. JOHN, Trans. R. Soc. N. Z. Botany 1 : 184-186, f. 9 (1962) ; SMITH, Allertonia 1 : 401-406 (1978).
— *Sesbania grandiflora sensu* auct., *non* (L.) POIR., Encycl. Méth. 7 : 127 (1806).

Shrub or small slender tree to 6 m tall ; leaves with many pairs of leaflets, up to several cm long ; stipules linear or lanceolate-subulate, stipels none ; calyx campanulate, with 5 triangular teeth ; corolla 3-4 cm long, rather falcately curved, vexillum becoming somewhat reflexed or recurved, subequal with or slightly shorter than keel, claw subequal with calyx, blade broadly elliptic to oval or slightly obovate, yellow to usually orange and dark red mixed, or red ; fruit linear, up to 25-30 cm long, sharply beaked, somewhat stipitate, terete to somewhat compressed and slightly swollen between septa ; seed suborbicular to oblong, hard, glossy.

Type from Botany Island, New Caledonia (said in error to be from New Zealand), coll. *Forster* [labelled in FORSTER's hand, published as Eques Bäck] (LINN). Range from New Caledonia to Henderson Island, eastern Polynesia. Its closest relationship appears to be with *S. tomentosa s.l.* of the Hawaiian Islands.

Sesbania coccinea is a variable species and may be interpreted as comprising a number of geographically more or less well-separated infra-specific taxa. The plants from the western part of the range are here treated as subspecies *coccinea*. Collections are too few and inadequate to warrant its segregation into varieties, though the Fiji and Tonga plants may turn out, with more collections, to be separable. Subspecies *atollensis* occurs from the Society Islands eastward and northward.

GUILLEMIN (1837, p. 63) quotes an excellent description of " *Agati coccinea* Desv. " from " Forst. mss ". This is presumably from a manuscript by J. R. FORSTER in the Bibliothèque Centrale of the Paris Museum, kindly brought to my attention by Dr. H. HEINE, who says that in the manuscript there is a note " varietas in insula arenosa prope Novam Caledoniam ". GUILLEMIN gives the locality as " Ins. Societ. (Forst.) ", but the statement in the quoted description " *Legumen* pedicellatum cylindraceum " clearly indicates subspecies *coccinea*, from New Caledonia. The note by FORSTER seems to indicate that he realized that there were two varieties in *Aeschynomene coccinea*, the New Caledonia one and the one collected and sketched in the Society Islands (see var. *parkinsonii*).

The type specimen of *Aeschynomene coccinea* L. f. is a single branch with leaves and inflorescences congested distally, pubescence scanty, appressed, leaves with 5-11 pairs of pinnae, these apparently rather thick, oblong, base somewhat contracted, obtuse, apex truncate to very slightly emarginate, very slightly apiculate, midrib prominent, lateral veins not evident, petiolule short but evident, rachis thickish, appearing rather stiff ; no flowering racemes evident, but one damaged crumpled flower, calyx lobes triangular, slightly strigose, pods narrow-linear, appearing oblong in cross-section, 3-4 times as long as leaves, held erect, beak slender, sharp.

A dissection of a flower of *Schmid 1033*, from the Loyalty Islands, kindly done for me by J. LEWIS of BM, showed two round appendages (or better calli) at the base of the vexillum, with little ledges near their bases, a character which he had not seen before in the genus. A. C. SMITH (*in litt.*, 1982) mentioned obtusely deltoid appendages on the Fijian plant. He pointed out that ST. JOHN did not mention such appendages on *S. atollensis* and wondered if ST. JOHN could have simply missed them. However, on a pickled flower of *Sachet 2007*, from Takapoto, and some from Tikehau Atoll, Tuamotu Islands, as well as on fresh flowers from Tikehau plants cultivated in Tahiti, there are no such calli, whatever. The wing and keel petals of *S. speciosa* var. *tuamotensis*, as illustrated by F. BROWN (1935, p. 111), have each a single projection (" auricle "), but the vexillum has none. The presence or absence of calli on the vexillum is one of the characters separating the New Caledonia-Fiji plants from the SE Polynesian ones, as seen in the following key :

KEY TO SUBSPECIES AND VARIETIES OF SESBANIA COCCINEA

1. Basal few mm of peduncle with hairs appressed, leaflet blade noticeably sparsely strigose, vexillum with 2 calli within toward base, pod very terete .... (subsp. *coccinea*)
1. Basal few mm of peduncle with hairs usually spreading, leaf blades usually only obscurely sparsely strigose, plant very rarely completely glabrous, vexillum lacking calli, pod more or less compressed (subsp. *atollensis*) 2



Pl. 5. — **Sesbania coccinea**, two subspecies showing different habit : *Forster sheet* (Uppsala). Right hand plant, subsp. **coccinea** ; left hand plant, subsp. **atollensis**. By courtesy of the Botanical Museum, Uppsala.

2. Leaflets at apex rounded to subtruncate or emarginate 3
   3. Apiculus conspicuous, plant glabrous except for base of peduncle .... var. *quaylei*
   3. Apiculus inconspicuous, young growth, at least, pubescent 4
      4. Flowers yellow, leaflet slightly emarginate at apex, seeds black, orbicular. var. *marchionica*
      4. Flowers orange to maroon, leaflet rounded at apex, seeds greenish-yellow, oblong or subcylindric .... var. *parkinsonii*
2. Leaflets narrowly ovate or oblong-ovate, tapering somewhat toward apex, apex somewhat pointed, slightly or markedly apiculate 5
   5. Leaf-tips notably apiculate (apiculus approaching 1 mm), leaflets ovate, 3.5-5 cm long, essentially glabrous .... var. *tuamotensis*
   5. Leaf-tips slightly apiculate (apiculus usually 0.5 mm or less), leaflets elliptic to ovate or broadly lanceolate, mostly less than 3.5 cm long, usually sparsely and inconspicuously strigose, or very rarely plant entirely glabrous .... var. *atollensis*

Sesbania coccinea (L. f.) Poir. subsp. **coccinea**

Shrub or small tree, 0.4-7 m tall, young growth tending to be sparsely strigose or sericeous to minutely tomentulose or pulverulent, leaves and racemes congested in the distal 7-8 cm of the branchlets, leaves to 10 cm long, shortly petiolate, pinnae 10-16 pairs suboppositely arranged, 10-15 mm apart, petiolule 1 mm or less long, blade oblong 15-20 × 5-7 mm, subfleshy or subcoriaceous, apex truncate or subtruncate to very slightly emarginate, minutely mucronulate, base rounded to subtruncate, very slightly asymmetric, upper surface very sparsely strigose, lower glabrous or almost so ; racemes among leaves, 3-5-flowered, shorter than leaves, the basal internode (peduncle) more or less strigose or sericeous, pedicels curved, 8-12 mm long, flowers 2.5-4 cm long ; calyx cylindro-campanulate, 6-8 × 5-6 mm, teeth slightly acuminate to very broad and obtuse to almost lacking ; vexillum with 2 calli at base of blade ; young fruit strigose, when mature terete (Tonga collection subterete but possibly not quite mature), 5-6 mm or more suture to suture, to 8 mm wide, not or scarcely constricted between seeds ; seed oblong with rounded ends, dull to subglossy black to brown, 5-7 × 2.5-4 × 1.7-2 mm.

DISTRIBUTION : New Caledonia, Loyalty Islands, Fiji, and Tonga.

SPECIMENS EXAMINED (described in some detail to identify individual sheets). — " N. Zeeland " [New Caledonia] : *s. coll.* [*G. Forster*] (FORSTER's hand) *1208.5* (LINN), holotype. — [New Caledonia], *s.l. : Herb. Pallas, G. Forster* (BM) labeled " *Aeschynomene coccinea* a Cat. Forsters ", (one leafy branch, with 2 pods, one with chewed-up flowers). *G. Forsters Herbarium* (BM) labeled on front of sheet : " 166 [Forster's no.] " " 273. *Aeschynomene coccinea*-foliis succulentibus " (273 is Prodromus no., p. 51). *Forster 144* (P) mounted on typical FORSTER paper, identified as *Aeschynomene coccinea* in the border frame and as *Agati* on sheet (one leafy branch with a pod, and fragments). — " Society Island, et Botany Island " : *Forster* (UPS, *Herb. Thunberg 17139*), labeled *Aeschynomene coccinea* (2 leafy twigs, the one on the right with congested leaves and inflorescences, 2 pods, is very similar to all the above ; the other is probably var. *parkinsonii*). Botany Island near New Caledonia, *Forster Herb.* [from Liverpool] (K) determined as *Aeschynomene coccinea carnosa* Willd. (Very like COOK specimen, very long pods 30 cm long). — " Nova Caledonia, 1775, *Capt. Cook* (Botany Island) " (BM) (top of woody branch, with many leaves in good condition, inflorescences of several large buds, one with small buds, 3 pods). " New Caledonia, Isle of Pines, *W. Anderson* [in] 1774 " (BM) (2 twigs, 1 with young buds, 2 young pods ; 1 with young buds, 2 poor flowers, 1 ripe ? pod). — Loyalty Islands : Lifou, au sud de Kode, fin de la route, *M. Schmid 1033* (BM, P, US) " Arbuste 4-5 m ; fleurs jaunes [or orange] ; au pied de la falaise au bord de la mer ;



Pl. 6. — **Sesbania coccinea** var. **atollensis** : Tuamotu Archipelago, Tikehau Atoll, *J. Florence 3676*, showing leaves, flowers, and fruits. By courtesy of Jacques FLORENCE.

buissons tabulaires isolés ; sur sol peu profond ". (Tips of branch with leaves in good condition, 1 young pod, flowers in pocket in poor condition ; the US sheet has buds and a thick mature pod). Lifou, 21.2.1974, *MacKee 28285* (P), flowering specimen. Ouvéa Atoll, Civa-ni-muda I., *Däniker 2214* (K, Z, 7 sheets, 4 with flowers and young fruit, 3 with mature pods only) ; " 30-40 cm hohes Sträuchlein, mit roten Blüten auf exponierten Felsender Sprayzone ". — Fiji Archipelago : Lau Group (raised limestone and coral beaches), Naiau I., beach, *Mrs. J. D. Tothill 103* (K, 2 sheets, a few leaves, two pods on 1 sheet, 15-17 cm long) " flowers red but smaller than described for *S. grandiflora*. Small tree 5-7 m ". Yacatha (Yathata) I., Naberawavula, Cakandrove, very common coastal plant, *Koroiveibau (Dept. of Agriculture) 15540* (BISH, K, branch tip, folioles rather long, 2-3 flowers) " small tree, 12-15 ft, flowers pinkish yellow, pod 6-8 ". Vatu Vara, *Koroiveibau (Dept. of Agriculture) 17708* (BISH). Fulanga, near sea, *Bryan 443* (BISH, US). Marambo I., sand beach, *Bryan 517* (BISH, US). Vernacular name in Fijian " vai vai ". Fiji specimens have leaflets oblong, apex truncate to slightly emarginate, scarcely apiculate, very sparsely sericeous, more on under side than upper, leaves on *17708* rather close, about 20 cm long, flowers about 3 cm long, but damaged, a better flower on *517* less than 3 cm, hairs on base of peduncle (*517*) appressed, pods when mature (*443*) 13-20 cm long, completely terete, 6-8 mm in cross-section, wider than thick (suture to suture called thick), seeds oblong, 4 × 6 mm, dull black. — Tonga : Vavau, *Crosby 46* (K) [printed label] " Islands July 1891, Mrs Hanson " [handwritten ticket], determined as *Sesbania tomentosa* A. Gray, has leaves rather congested, to 23 cm long, thinly sericeous (densely sericeous when very young), leaflets oblong, only slightly narrowed toward apex, to 3 × 1 cm, opposite or almost so, apices obtusely rounded, scarcely mucronate or apiculate ; flowering inflorescences 4 cm (excluding flower), fruiting 7 cm, flowers 3.5-4 cm, calyx sparsely sericeous, 1 cm long, 5 mm wide, lobes low triangular, fruit to 18 cm long, 6 mm wide, subterete, beak to 3 mm, stipe 2 cm, calyx cylindric even in fruit.

Sesbania coccinea subsp. **atollensis** (St. John) Sachet, *stat. nov.*

— *Sesbania atollensis* St. John, Trans. R. Soc. N. Z., Botany 1 : 184-186, f. 9 (1962).

Plants tending to be only slightly sericeous, leaves loosely arranged on distal parts of branches, not or seldom crowded ; leaflets 10-16 pairs, glabrous or only very slightly strigose beneath ; basal internode of raceme with pubescence spreading, often very sparse ; racemes 4-6-flowered ; flowers 3.5-4 cm long, vexillum so far as observed lacking calli ; fruit compressed to only subterete when fully mature, sutures somewhat to scarcely thickened.

This subspecies varies somewhat from island to island and is here treated as comprising five varieties. These are not very sharply separated and more collections may confirm their validity or break them down. I have not been able to examine the Henderson Island specimen, *Lintott H-1*, cited by St. John (1962) so cannot place it in a variety.

Distribution : Society Islands, Tuamotu Archipelago, Marquesas and Henderson Island.

Sesbania coccinea subsp. **atollensis** var. **atollensis**

— *Sesbania atollensis* St. John, Trans. R. Soc. N. Z., Botany 1 : 184-186, f. 9 (1962).

Plant only sparsely sericeous (or densely so on very young growth), glabrate or rarely glabrous ; leaflets elliptic to broadly lanceolate or sub-ovate, apex rounded with mucro about 0.5 mm or less long, very sparsely strigose or glabrate beneath, seeds oblong, olive to dark brown or black.

Found, so far as known, in western or west-central Tuamotu atolls, type from Raroia Atoll.

SPECIMENS EXAMINED. — TUAMOTU ARCHIPELAGO : Raroia Atoll : Tetou, *Doty & Newhouse 11835* (BISH, holotype of *S. atollensis*, A, isotype) ; Oneroa, *Doty & Newhouse 11559* (BISH) ; Ng[arumaoa] Village, *Doty & Newhouse 11906 b* (BISH sheet only). Touamotu, s.l., *Barrau* in 1955 (P) " plages coralliennes ... très belles fleurs écarlates ... kofai ". Rangiroa Atoll, Avea I., *Sachet 1380* (US). Tikehau Atoll, *Barrau (MacKee's) 3125* " kofai " ; Teonai village, *Koenig (Florence's) 3676* (Papeete) ; Motu Teonai, *Florence 6953* (US, BISH, P, NY, Papeete) ; Motu Temaruopapahia, Teoa, *Florence 6952* (P, Papeete), flowers red orange ; Tahiti, Musée de Tahiti et des Iles, planted from seeds of Koenig (Florence's) 3676, *Fowler 15* (US), fallen flowers only. Mataiva Atoll, Motu Tamiano, June 1985, in flower and fruit, *Delesalle (Sachet's) 2706* (US). Tahanea Atoll (near Anaa), *Whitney Exped. [Beck] 2000* (BISH) ; *Whitney Exped. [Beck] 2004* (BISH, BKL). Takapoto Atoll, S side of Atoll, between village and first pass (Paopaoa) Orapa, along lagoon, *Sachet 2036* (US, BISH, P), only specimen seen of *Sesbania coccinea* that is completely glabrous ; a plant grown from a seed of this collection is likewise glabrous, even on the youngest growth. Another specimen from Takapoto (*Sachet 2007*) seems intermediate between var. *atollensis* and var. *tuamotensis*, see below.

Sesbania coccinea subsp. **atollensis** var. **marchionica** (F. Brown) Sachet, *stat. nov.*
— *Sesbania marchionica* F. BROWN, Bishop Mus. Bull. 130 : 109-110 (1935).

Plant almost glabrous except very youngest growth slightly sericeous, base of peduncle very slightly spreading pilose, at least when young, leaflets narrowly to broadly oblong to elliptic or slightly ovate, glabrous or very slightly strigose, apex rounded or subtruncate to usually slightly emarginate, very shortly apiculate ; flowers yellow to orange ; pods with somewhat heavy margins ; seeds suborbicular, black.

SPECIMENS EXAMINED. — MARQUESAS IS., UAHUKA I. : *Quayle 1710* (BISH, holotype of *S. marchionica*, BKL, isotype) ; BKL field label says " Shavay Bay, barren islet off coast, " 150 m alt. tree 5-6 m. flowers " large, orange and yellow, odorless, orchid-shaped ". Ilot Hemeni, *Thibault 146* (US, BISH) ; Fatu Iva : Motu tu'i, 400-450 m, *Thibault 32* (US).

Sesbania coccinea subsp. **atollensis** var. **quaylei** Sachet, *var. nov.*

Foliola glabra anguste oblonga vel elliptica valde apiculata, fructus 7.5 mm latus.

TYPE : *Quayle 1848*, Marquesas Is., Uahuka I., s.l. (holo-, BISH).

Plant slightly pilose only on youngest growth, leaves somewhat congested at tips of branches, to 13 cm long, leaflets narrowly oblong to elliptic, to 21 × 6 mm, minutely dark-red punctate when dry, not at all strigose, mucro 1 mm long ; flowers not available ; fruits when ripe up to 25 cm × 7.5 mm × 4 mm, beak about 1 cm, stipe to 2 cm, gray-brown ; seeds broadly oblong, 5-5.5 × 4 mm, glossy, very dark brown.

The combination of somewhat congested leaves, strongly apiculate leaflets and unusually broad pods suggests that, in spite of its occurrence on the same island as var. *marchionica*, this specimen may represent a distinct population, and is here described as such. So little is known of var. *marchionica* that this may be premature, but as the characters separating these two are similar to those separating other varieties in this species, attention should be called to this one.

Sesbania coccinea subsp. **atollensis** var. **parkinsonii** Sachet, *var. nov.*

Ab var. atollensis *planta partibus juvenibus sericeis glabratis, foliolis sparse strigosis vix ovatis ad apicem basimque rotundis vel subtruncatis vix mucronatis, differt.*

TYPE : *Sachet 1956*, Tupai Atoll, east side of atoll, near pass (holo-, US ; iso-, BISH, BM, A, CHR, MO, Z).

Small tree, young growth sericeous, glabrate ; leaves loose to somewhat crowded, leaflets elliptic to slightly ovate, or oblong, slightly sericeous or pilosulous especially toward base, base apex rounded or subtruncate, very shortly apiculate ; base of peduncle spreading, pilose ; flower orange and dark maroon mixed ; fruit up to 25 cm × 4.5 mm × 3.5 mm ; seed narrowly oblong, to 5 × 2-2.5 mm, greenish or black, or chestnut.

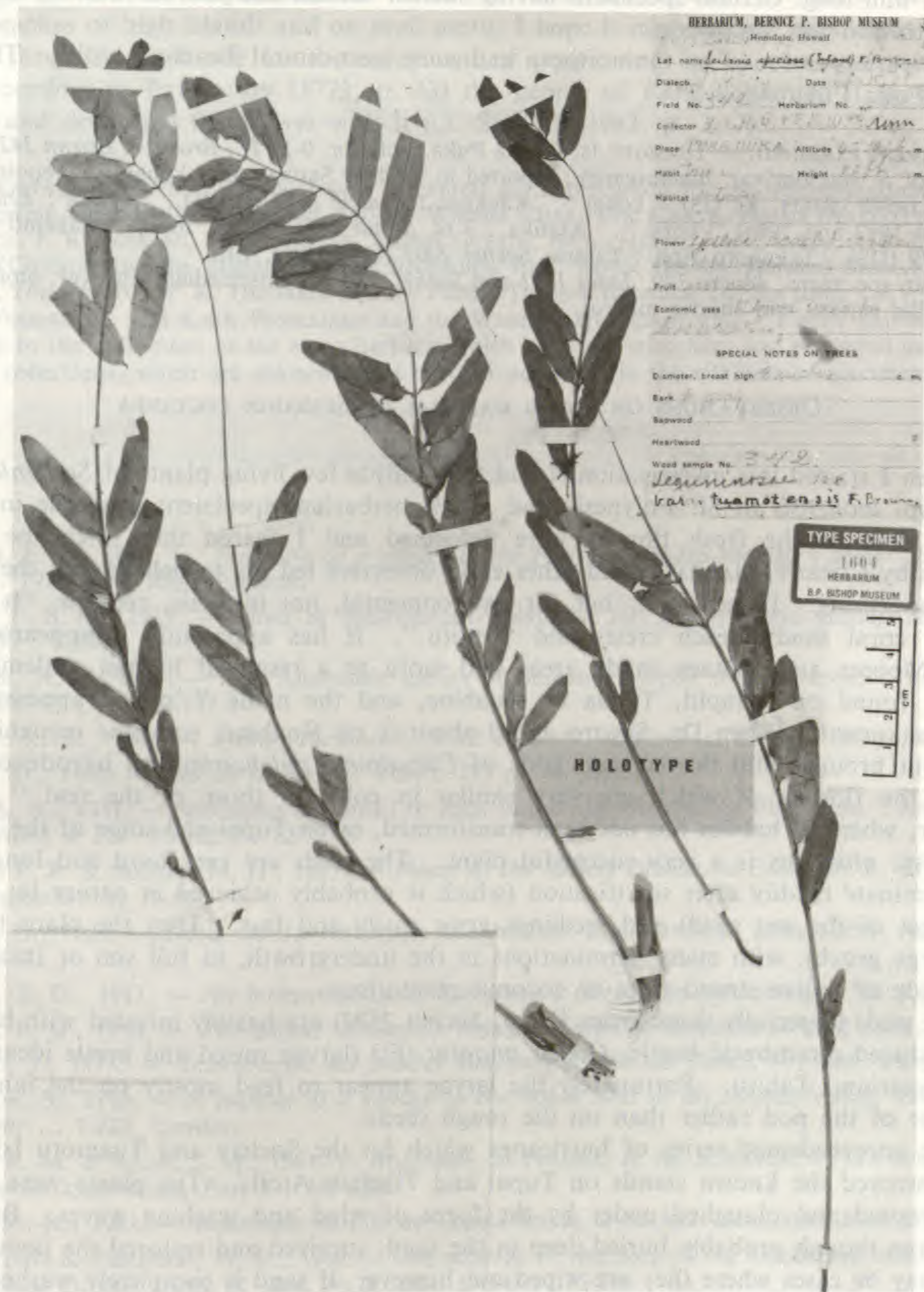
This is the form originally illustrated by PARKINSON, said to have occurred on Tahiti, and two old specimens actually so labeled, but no modern collections known from there. CUZENT, in 1860, says it was, in Tahiti, only known from Taiarapu Peninsula but on the point of disappearing completely from Tahiti and the Society Islands. Otherwise known from Moorea, Tetiaroa, and Tupai. Very close to var. *atollensis*, but more pubescent, leaflets less ovate, apex rounded or subtruncate, mucro shorter. Sydney PARKINSON's painting (BM) is this variety, which is dedicated to him.

SPECIMENS EXAMINED. — SOCIETY ISLANDS : " Tahiti, *Capt Cook* " (BM), young branchlets, leaves disarticulated, some badly damaged flowers, " *Aeschinomene speciosa* " on ticket. Tahiti, " *Banks and Solander*, Cook's first voyage (Society Islands 1769) " (BM). " Sandy Island in oceano pacifico " *J. R. & G. Forster* (BM), flowering branch, with scattered leaves. S.l., *G. Forster Herbarium* (BM, 2 sheet), woody branches with scattered leaves, a few folioles, a few damaged flowers, 2 pods on each, labelled " *Aeschinomene coccinea* a Cat. Forsters ". " Society Island et Botany Island ", *Forster* (UPS, *Herb. Thunberg 17139*) ; the left twig on this sheet is probably var. *parkinsonii*, the right one is subsp. *coccinea*, which see. Raiatea, *Forster*, pencil drawings 198, 199 (BM), flowering branch, pod and flower dissection ; " owaij ". Moorea, *Vesco* (P) " arbuste très joli, assez rare, se trouve dans l'Ile Moorea dans les bois de Casuarina au bord de la mer. Cette espèce existe surtout abondt dans toutes les Iles Pomotou " " ouwai ". "Pointe sablonneuse ", *Lépine 9* (P, US) arbre de 5 à 6 mètres, " ofaii ". Taiti, *Nadeaud ? Herb. Drake* (P). Ulhieta [Raiatea], *Parkinson* painting, vol. 1, no. 22 (BM) ; native name given in Parkinson plant list as " owhaee ". Tetiaroa Atoll, Tiaraunu, E. end, *Raynal 18001* (P) ; *Quayle 190* (BISH, 3 sheets, BKL, BM), the BM sheet labelled Com. Forest Brown. Tupai Atoll, 3 ft., *Grant 4818* (BISH) ; east side of atoll, near pass, *Sachet 1956* (US, holotype, BISH, BM, A, CHR, MO, Z, isotypes) ; slender trees to 5 m or more, a few deformed flowers, young pods and a few ripe ones ; *Sachet 2582* (US), ripe pods, fertile seeds, only ; *Sachet 2549* (US), one leaf from young plant in pot brought from Tupai, growing at Papeari garden, Tahiti.

Sesbania coccinea subsp. **atollensis** var. **tuamotensis** (F. Brown) Sachet, *comb. nov.*

— *Sesbania speciosa* var. *tuamotensis* F. BROWN, Bishop Mus. Bull. 130 : 110 (1935).

Youngest growth sericeous, glabrate ; leaflets nearly or quite glabrous, large, 3-5 cm long, 1 cm wide or slightly wider, elliptic to usually somewhat ovate, tapering to a blunt apex with a prominent mucro or apiculus about 1 mm or more long, often lost on mature leaflets ; flowers red ; seeds oblong, khaki-brown to reddish brown or dark chestnut.



Pl. 7. — **Sesbania coccinea** var. **tuamotensis** : Holotype specimen (Bishop Museum), showing leaf-shape and mucronate apex. By courtesy of Bishop Museum, Honolulu.

Differs from var. *atollensis* in larger, tapering leaflets with ovate outline and prominent mucro, 1 mm long. Certain specimens having smaller leaflets and shorter mucros, are intermediate toward var. *atollensis*.

This variety is found on the northern and some west-central Tuamotu atolls. The type is from Puka Puka Atoll.

SPECIMENS EXAMINED. — TUAMOTU Is. : Puka Puka : interior, 0-10 ft., *Brown & Brown 342* (BISH, holotype of *S. speciosa* var. *tuamotensis*) ; reported in 1904 by SEURAT as " kohai ". Tepoto : 2 m, *St. John 14348* (BISH, K, US) " kohai ". Kaukura : *Quayle 2183* (BISH). Napuka : *Eric Conte* (photos in 1982 and 1985) " kofai ". Aratika : 3 m, *Jones 1851* (BISH, BKL). Makemo : *H. F. Moore 349* (US). Takapoto atoll : Tararo, *Sachet 2007* (US, BISH, P).

Certain specimens, *Moore 349, Jones 1851* and *Sachet 2007* are intermediate with var. *atollensis* in their smaller leaflets and shorter mucros.

OBSERVATIONS ON LIVING MATERIAL OF SESBANIA COCCINEA

When I started this investigation, I had seen only a few living plants of *Sesbania coccinea* subsp. *atollensis* in SE Polynesia and a few herbarium specimens available in P and BISH. Most of the fresh flowers were deformed and I feared they might be sterile. Remarks by CUZENT, NADEAUD and other early observers led me to believe that the species was disappearing. Indeed it is, but for environmental, not intrinsic, reasons. It thrives only on coral sandy beach crests and " motu ". It has apparently disappeared from Tahiti, Moorea and Raitaea sandy areas and motu as a result of human settlement. It was not found on Maupiti, Tahaa or Huahine, and the name " 'ofai " appears to be mostly unknown. When Dr. SINOTO asked about it on Huahine, someone recognized the name, but brought him flowers and pods of *Caesalpinia pulcherrima* an introduced ornamental, the flowers of which are very similar in color to those of the real " 'ofai ". However, where its habitat has not been transformed, as on Tupai and some of the Tuamotus, subsp. *atollensis* is a very successful plant. The seeds are very hard and long-lived ; they germinate readily after scarification (which is probably achieved in nature by the rolling effect of the wet sand) and seedlings grow easily and fast. Thus the plant tends to form large groves, with many germinations in the undergrowth, in full sun or in the dappled shade of native strand trees or coconut plantations.

The pods (especially those from Tupai, *Sachet 2582*) are heavily infested with larvae of an introduced cerambycid beetle, *Oopsis mutator* (F.) (larvae raised and beetle identified at the Insectarium, Tahiti). Fortunately the larvae appear to feed mostly on the inner pith-like layer of the pod rather than on the tough seeds.

The unprecedented series of hurricanes which hit the Society and Tuamotu Islands in 1983 destroyed the known stands on Tupai and Tikehau Atolls. The plants were defoliated, uprooted and ploughed under by the force of wind and washing waves. But some seeds, even though probably buried deep in the sand, survived and restored the populations. There may be cases where they are wiped out however, if sand is completely washed off or flooding prolonged.

Sesbania grandiflora is not cultivated as widely as it might be because it is considered to be somewhat ungainly in appearance and relatively short-lived. *S. coccinea* subsp. *atol-*

lensis is probably also short-lived, but the plants are well-shaped and their light foliage and beautiful flowers are very attractive. With the rapid development of tourist facilities on coral beaches of high islands and on atoll motu, I hope it may become popular as an ornamental shrub or small tree for the enjoyment of people and for its own survival.

According to PARKINSON (1773, p. 43) the people of Raiatea planted it around their houses and decorated themselves with it (cf. SACHET, 1983, p. 3, 7).

ACKNOWLEDGEMENTS : Finally, I wish to express my appreciation for the help and cooperation of the following individuals : C. Dennis ADAMS, Winona CHAR, Eric CONTE, Bruno DELESALLE, Jacques FLORENCE, F. R. FOSBERG, Mark FOWLER, Michel GUERIN, Heino HEINE, André INTES, D. & R. KOENIG, Peter O'CONNOR and the Bishop Museum herbarium staff, Royce OLIVER, Bernard SALVAT, Maurice SCHMID, Yosi SINOTO, W. R. THEOBALD and the Pacific Tropical Botanical Garden staff, J.-C. THIBAULT, Colin WOODROFFE, and Keith WOOLLIAMS and the Waimea Arboretum staff. I must also express my gratitude to the authorities of the many herbaria which have lent specimens and permitted me to work in their collections, which are acknowledged by their acronyms in the citations of specimens studied.

REFERENCES CITED

BEECHEY, F. W., 1831. — *Narrative of a voyage to the Pacific ... in His Majesty's ships " Blossom " ... 1925-28*, 2 vols., London.

BROWN, F. B. H., 1935. — Flora of southeastern Polynesia. III. Dicotyledons. *Bishop Mus. Bull.* 130 : 1-236.

BURBIDGE, N. T., 1965. — The Australian species of Sesbania Scopoli (Leguminosae). *Austr. Jour. Bot.* 13 (1) : 103-141.

CARR, D. J., ed., 1983. — *Sydney Parkinson, Artist of Cook's Endeavour Voyage*. 300 p., Canberra.

CUZENT, G., 1860. — *Iles de la Société. Tahiti*. 275 p., Rochefort.

EXELL, A. W., 1931. — Specimens attributed to Bäck in the ' Supplementum Plantarum '. *Journ. Bot. British & For.* 69 (825) : 227-230.

FOSBERG, F. R. & SACHET, M.-H., 1983. — *Plants of the Society Islands*, in CARR, D. J., ed., Sydney Parkinson ... 76-107.

JUEL, H. O., 1924. — Notes on the herbarium of Abraham Bäck. *Svenska Linne-sällsk. Aarssk.* 7 : 68-82.

MERRILL, E. D., 1917. — *An interpretation of Rumphius's Herbarium Amboinense*. 595 p., Manila.

MERRILL, E. D., 1954. — The botany of Cook's voyages. *Chronica Botanica* 14 (5-6) : i-iv, 161-384.

NADEAUD, J., 1873. — *Énumération des plantes indigènes de l'île de Tahiti*. i-v, 1-86, Paris.

PARKINSON, S., 1773. — *A journal of a voyage to the South Seas in his Majesty's ship, The Endeavour* ... 1-222, London.

POLHILL, R. M. & SOUSA, S. M., 1981. — *Robinieae*, in POLHILL, R. M. & RAVEN, P. H., *Advances in legume systematics*, Part 1 : 283-288.

SACHET, M.-H., 1983. — Botanique de l'île de Tupai, îles de la Société. *Atoll Res. Bull.* 276 : 1-26.

ST. JOHN, H. & PHILIPSON, W. R., 1962. — An account of the flora of the Henderson Island, South Pacific Ocean. *Trans. R. Soc. N. Z. Bot.* 1 (14) : 175-194.

SEURAT, L. G., 1904. — *Observations sur quelques îles orientales de l'archipel Tuamotu*. 1-11, Papeete.

SMITH, A. C., 1978. — A precursor to a new Flora of Fiji. *Allertonia* 1 (6) : 331-414.

[illegible] but the plants are well-shaped and their light foliage and beautiful flowers are very attractive. [illegible] on coral beaches of high islands and on atoll [illegible], I [illegible] [illegible].

According to [illegible] (1973, p. 43) the people of [illegible] [illegible] their houses and decorated [illegible] (1983, p. 8, 70).

ACKNOWLEDGEMENTS. — I [illegible] the following [illegible], F. R. Fosberg, [illegible] Colin Wodehouse, [illegible] gratitude to the [illegible] in their collections, [illegible] of specimens studied.

REFERENCES

[illegible], 1835(?). — Narrative of a voyage to the Pacific [illegible]. London.

BROWN, F. B. H., 1935. — Flora of southeastern Polynesia. III. Dicotyledons. Bernice P. Bishop Mus. Bull. 130: 1-386.

BURBIDGE, N. T., 1955. — The Australian species of [illegible].

[illegible], 17[illegible]. — Voyage [illegible] World [illegible]. London.

[illegible], [illegible]. — [illegible].

[illegible], 1931. — [illegible].

FOSBERG, F. R. & SACHET, M.-H., 1965. — [illegible].

[illegible], 1904. — [illegible].

MERRILL, E. D., 1917. — An interpretation of Rumphius's Herbarium Amboinense. 595 p. Manila.

[illegible], 18[illegible]. — [illegible].

[illegible], 1971. — [illegible].

PARKINSON, S., 1773. — A journal of a voyage to the South Seas in his Majesty's ship, The Endeavour. London.

[illegible], 1961. — [illegible].

[illegible], 1983. — [illegible].

[illegible], 1952. — [illegible].

[illegible], 1986. — [illegible].

[illegible]. — [illegible].

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 29-38.

Nouvelles observations sur des *Syzygium (Myrtaceae)* des Mascareignes

J. Bosser, Th. Cadet † & J. Guého

Résumé : Révision du complexe *Syzygium cymosum* (Lam.) DC. — *Eugenia platyphylla* Cordemoy *(Myrtaceae)* à La Réunion et du complexe *Syzygium glomeratum* (Lam.) DC. à Maurice. *Eugenia platyphylla* est considéré comme étant une espèce distincte qui a été renommée *Syzygium cordemoyi* Bosser & Cadet. Deux nouvelles espèces : *Syzygium coriaceum* Bosser & Guého et *S. petrinense* Bosser & Guého ont été distinguées de *S. glomeratum*, dont la description a été amplifiée. En outre, une nouvelle espèce, *S. mamillatum* Bosser & Guého, de Maurice, est décrite.

Summary : Revision of the complex *Syzygium cymosum* (Lam.) DC. — *Eugenia platyphylla* Cordemoy in Reunion and of the complex *Syzygium glomeratum* (Lam.) DC. in Mauritius. *Eugenia platyphylla* is considered to be a distinct species, renamed *S. cordemoyi* Bosser & Cadet. Two new species : *S. coriaceum* Bosser & Guého and *S. petrinense* Bosser & Guého are separated from *S. glomeratum* whose description is amplified. Furthermore, a new species, *S. mamillatum* Bosser & Guého is described.

Jean Bosser, O.R.S.T.O.M., Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.
Thérésien Cadet †, Laboratoire de Biologie Végétale, Université de La Réunion, B.P. 5, 97490 Ste Clotilde, La Réunion.
Joseph Guého, Herbarium, M.S.I.R.I., Réduit, Mauritius.

Depuis la note de A. J. Scott (Kew Bull. 34 (3) : 473-498, 1979) sur les *Myrtaceae* des Mascareignes, des observations ont pu être faites sur le terrain et des éléments nouveaux ont permis de faire une interprétation plus précise de complexes qui étaient apparus comme hétérogènes, celui de *Syzygium cymosum* (Lam.) DC. — *Eugenia platyphylla* Cordemoy à la Réunion, celui de *S. glomeratum* (Lam.) DC. à Maurice. En outre une espèce nouvelle, *S. mamillatum*, de Maurice, rappelant *S. cymosum* par ses feuilles mais ayant des inflorescences et des fleurs très différentes, est décrite.

1. LE COMPLEXE *SYZYGIUM CYMOSUM — EUGENIA PLATYPHYLLA*.

Dans sa description de *E. platyphylla* Cordemoy note les grandes feuilles presque sessiles, subcordées à la base. Les caractères qu'il donne de l'inflorescence et des fleurs n'apportent aucun élément discriminant. Si on se rapporte à son herbier, on trouve un échantillon des Rampes Le Tort, Plaine des Palmistes qui, bien que l'étiquette ait été en partie rongée par des insectes, peut être considéré comme le type de son espèce. Cet échantillon comprend un rameau à grandes feuilles qui correspond bien à la description, 2 rameaux à feuilles plus

petites et des fragments d'inflorescence portant des boutons floraux. Nous avons analysé un de ces boutons qui comptait 126 étamines, ce qui est un caractère de *S. cymosum*. A notre avis, les feuilles plus petites et les boutons floraux correspondent à *S. cymosum*. Cependant, comme CORDEMOY ne donne que les dimensions des grandes feuilles, on est conduit à se demander si les feuilles plus petites et les éléments d'inflorescence n'ont pas été ajoutés après coup à l'échantillon. Les caractères donnés pour les fleurs ne permettent pas de trancher ce problème. On peut donc considérer soit que *E. platyphylla* est basé sur du matériel appartenant en partie à *S. cymosum*, soit que CORDEMOY a décrit un taxon dont le type, ou ce qu'il en reste, est représenté seulement par le rameau à grandes feuilles de son herbier. Quoiqu'il en soit le nom *E. platyphylla* est illégitime car préalablement déjà utilisé (O. BERG, 1857).

Mais y a-t-il vraiment 2 espèces dans ce groupe ? Dans sa note, A. J. SCOTT (*op. cit.* : 490, 1979) rapporte *E. platyphylla* à *S. cymosum* var. *cymosum*. Il dit que la taille, la forme et l'épaisseur du limbe foliaire sont très variables et qu'il existe des intermédiaires entre les formes ce qui le conduit à tout placer dans une seule espèce. Si on examine l'ensemble du matériel, on trouve des échantillons à grandes feuilles qui se rattachent au rameau à grandes feuilles du type de CORDEMOY de *E. platyphylla*. Les limbes sont en moyenne plus grands que ceux du reste du matériel : 9,5-23 × 4-10 cm contre 3-13 (-21) × (1,5-) 2-6 (7,5) cm, mais la forme reste sensiblement la même ; ils sont généralement plus coriaces et le pétiole est court : 2-5 mm à subnul, contre 6-15 mm de longueur pour le reste du matériel. Ces différences ne suffiraient cependant pas à séparer 2 espèces si elles n'étaient en relation avec des caractères de la fleur et du fruit. Les échantillons à grandes feuilles ont des fleurs à 80-100 étamines et des fruits ± ovoïdes, à péricarpe creusé de petites dépressions ; les autres échantillons à feuilles généralement plus petites et plus longuement pétiolées, ont des fleurs à 120-150 étamines et des fruits plus sphériques, à péricarpe lisse. On peut ajouter que sur le terrain la distinction entre les plantes est facile à faire. Il est donc préférable de distinguer 2 espèces dans ce groupe, et de proposer un nom nouveau.

Syzygium cordemoyi Bosser & Cadet, *nom. nov.* — Pl. 1.

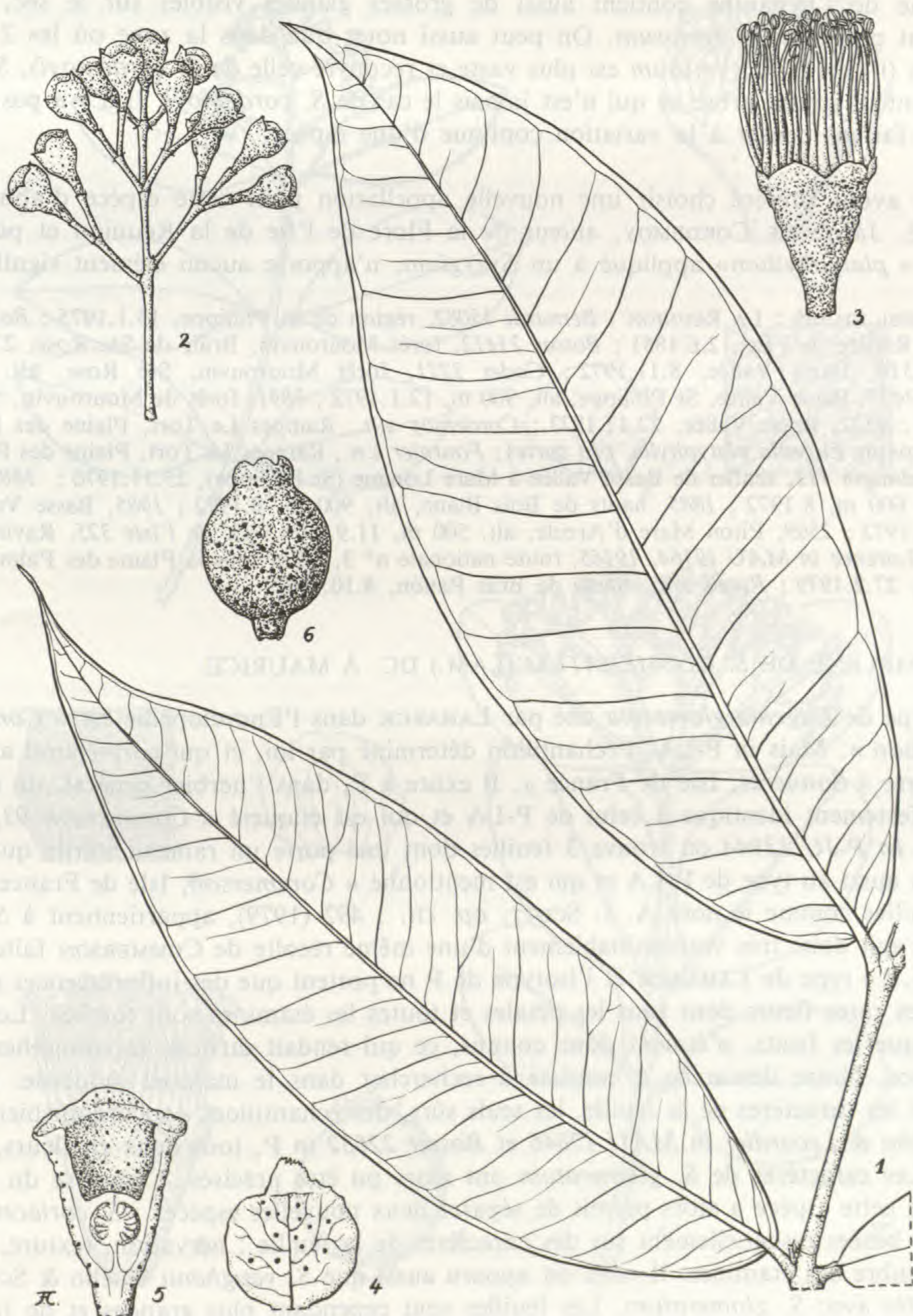
— *Eugenia platyphylla* CORDEMOY, Flore Réunion : 432 (1895), *pro parte, nom. illegit., non E. platyphylla* O. BERG, *in* MARTIUS, Fl. Brasiliensis 14 : 234 (1857). Type : La Réunion, Rampes Le Tort, Plaine des Palmistes, *Cordemoy* (holo-, MARS !) (le rameau à grandes feuilles).

A Syzygio *cymoso foliis maioribus (9,5-23 × 4-10 cm), petiolis brevioribus (2-5 mm longis), floribus cum staminibus paucioribus (90-100), fructo cum exocarpio foveolato (haud laeve) differt.*

TYPE : *Bosser 21412*, Forêt Mourouvin, Brûlé de Ste Rose, La Réunion, 27.10.1972 (holo-, P !).

S. cordemoyi est le plus souvent un arbuste des fourrés hygrophiles ou de la végétation préforestière sur coulées de lave récentes, entre 400 et 1000 m d'altitude, plus rarement un petit arbre en forêt dense.

On le trouve dans les parties Est et Sud-Est de l'île (région de St Philippe — Ste Rose, Hauts de Bras Panon et de St André, Rampes Le Tort — Plaine des Palmistes). Il se distingue de *S. cymosum* par ses grandes feuilles à pétiole court, par ses fleurs à étamines moins



Pl. 1. — **Syzygium cordemoyi** : **1**, rameau feuillu × 2/3 ; **2**, inflorescence en boutons × 2 ; **3**, fleur, corolle tombée × 3/2 ; **4**, pétale × 5/2 ; **5**, coupe longitudinale du gynécée × 3 ; **6**, fruit × 1. (1-5, *Bosser 21412* ; 6, *Cadet 3429*, en alcool, P).

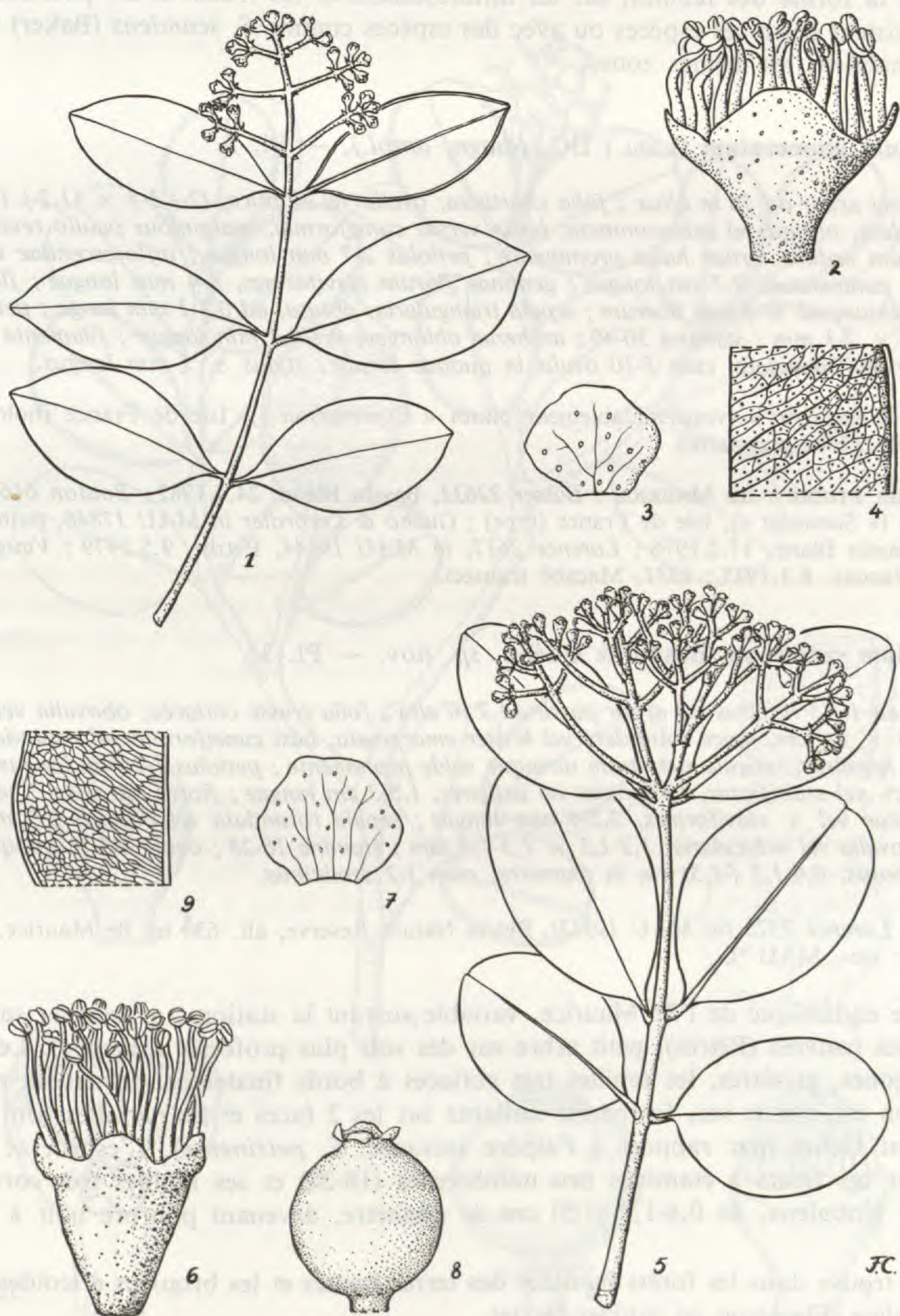
nombreuses, par ses fruits ovoïdes, à surface creusée de petites dépressions sur le frais. L'épiderme de l'hypanthe contient aussi de grosses glandes visibles sur le sec, qui ne s'observent pas chez *S. cymosum*. On peut aussi noter que dans la zone où les 2 espèces cohabitent (l'aire de *S. cymosum* est plus vaste et recouvre celle de *S. cordemoyi*), *S. cymosum* devient un grand arbre ce qui n'est jamais le cas de *S. cordemoyi*. Il n'y a pas d'intermédiaires faisant penser à la variation continue d'une espèce.

Nous avons préféré choisir une nouvelle appellation pour cette espèce d'abord pour honorer E. Jacob DE CORDEMOY, auteur de la Flore de l'Ile de la Réunion et parce que l'adjectif « *platyphyllum* » appliqué à un *Syzygium*, n'apporte aucun élément significatif.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : LA RÉUNION : *Bernardi 15082*, région de St Philippe, 15.1.1975 ; *Boivin s.n.*, bois de la Rivière de l'Est, 2.6.1851 ; *Bosser 21412*, forêt Mourouvin, Brûlé de Ste Rose, 27.10.1972 (type) ; *21510*, Basse Vallée, 8.11.1972 ; *Cadet 3271*, forêt Mourouvin, Ste Rose, alt. 400 m, 8.8.1971 ; *3439*, Basse Vallée, St Philippe, alt. 900 m, 12.1.1972 ; *3891*, forêt de Mourouvin, Ste Rose, 27.10.1972 ; *4527*, Basse Vallée, 22.11.1973 ; *Cordemoy s.n.*, Rampes Le Tort, Plaine des Palmistes (MARS, type de *Eugenia platyphylla, pro parte*) ; *Fournier s.n.*, Rampes Le Tort, Plaine des Palmistes, 1943 ; *Friedmann 713*, sentier de Basse Vallée à Mare Longue (St Philippe), 25.11.1970 ; *1880*, Grand Galet, alt. 600 m, 8.1972 ; *1885*, hauts de Bois Blanc, alt. 900 m, 8.1972 ; *1985*, Basse Vallée, alt. 800 m, 11.1972 ; *2509*, Piton Mare d'Arzule, alt. 500 m, 11.9.1974 ; *G. de l'Isle 325*, Ravine Sèche, 9.7.1875 ; *Lorence in MAU 19164, 19165*, route nationale n° 3, 8 km sous la Plaine des Palmistes, alt. 600-650 m, 27.2.1979 ; *Rivals s.n.*, hauts de Bras Panon, 8.10.1942.

2. LE COMPLEXE DE *S. GLOMERATUM* (LAM.) DC. À MAURICE.

Le type de *Eugenia glomerata* cité par LAMARCK dans l'Encyclopédie est « *Commerson* Isle Bourbon ». Mais *in* P-LA, l'échantillon déterminé par lui, et qui correspond au protologue, porte « *Sonnerat*, Isle de France ». Il existe à P, dans l'herbier général, un échantillon manifestement identique à celui de P-LA et qui est étiqueté « *Commerson 93*, Isle de France ». *In P-JU 13944* on trouve 3 feuilles dont une porte un rameau stérile qui correspond bien aussi au type de P-LA et qui est mentionné « *Commerson*, Isle de France » (les 2 autres feuilles comme le note A. J. SCOTT, *op. cit.* : 492 (1979), appartiennent à *S. cymosum*). Il s'agit donc très vraisemblablement d'une même récolte de COMMERSON faite à l'Isle de France. Le type de LAMARCK et l'isotype de P ne portent que des inflorescences galleuses et quelques rares fleurs dont tous les pétales et toutes les étamines sont tombés. Les fleurs, pas plus que les fruits, n'étaient donc connus, ce qui rendait difficile la conpréhension de cette espèce. Notre démarche a consisté à rechercher dans le matériel moderne, en nous basant sur les caractères de la feuille, les seuls sûrs, des échantillons concordant bien avec le type. *Guého & Lecordier in MAU 17846* et *Bosser 22632 in* P, tous deux en fleurs, ont été retenus. Les caractères de *S. glomeratum* ont alors pu être précisés. L'analyse du matériel rapporté à cette espèce a alors permis de séparer deux nouvelles espèces : *S. coriaceum* et *S. petrinense* basées essentiellement sur des caractères de la feuille : nervation, texture, et de la fleur : nombre des étamines. Il nous est apparu aussi que *S. vaughanii* Guého & Scott avait des affinités avec *S. glomeratum*. Les feuilles sont cependant plus grandes et de forme un peu différente, les fleurs paraissent plus petites, et nous avons pensé qu'il était préférable de maintenir cette espèce en attendant d'autres informations. Il est évident que tout ce groupe doit encore être étudié sur le terrain. Nous savons trop peu de choses sur la variation de la



Pl. 2. — **Syzygium glomeratum** : **1**, rameau fleuri × 2/3 ; **2**, fleur, corolle tombée × 6 ; **3**, pétale × 7 ; **4**, fragment de feuille, face inférieure, très grossi. — **S. petrinense** : **5**, rameau fleuri × 2/3 ; **6**, fleur, corolle tombée × 8 ; **7**, pétale × 8 ; **8**, fruit × 5/2 ; **9**, fragment de feuille, face inférieure, très grossi. (1-4, *Guého & Lecordier in MAU 17846* ; 5-7, 9, *Guého & Lecordier 19566*, P ; 8, *Friedmann 1180*, P).

taille et de la forme des feuilles, sur les inflorescences et les fruits. Il est possible que des hybrides existent entre ces espèces ou avec des espèces comme *S. scandens* (Baker) Guého & Scott qui habitent les mêmes zones.

Syzygium glomeratum (Lam.) DC. *(diagn. ampl.).* — Pl. 2.

Frutex vel arbor ad 10 m altus ; folia chartacea, ovalia vel elliptica, (2-) 3-8 × (1,2-) 1,8-4,2 cm, apice rotundata, obtusa vel subacuminata, basin versus cuneiformia, marginibus paullo revolutis, reticulo nervorum ordinis tertiae haud prominente ; petiolus 2-7 mm longus ; inflorescentiae terminales, multiflorae, paniculatae, 2-7 cm longae ; gemmae florum claviformes, 3-4 mm longae ; flores tetrameri, hypanthium ad ± 1 mm liberum ; sepala triangularia, obtusa, ad 0,5-1 mm longa ; petala suborbicularia, 2 × 2-3 mm ; stamina 30-40 ; antherae oblongae, 0,3-0,4 mm longae ; filamenta 1,5-2 mm longa ; ovarium biloculare, cum 5-10 ovulis in quoque loculo ; stylus ± 1 mm longus.

TYPE : « *Sonnerat* » (vraisemblablement plutôt « *Commerson* »), Isle de France (holo-, P-LA ; iso-, P, P-JU *13944 pro parte*).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : ILE MAURICE : *Bosser 22632*, Bassin Blanc, 24.4.1982 ; *Bouton 616*, s. loc. ; *Commerson* (« *Sonnerat* »), Isle de France (type) ; *Guého & Lecordier in MAU 17846*, path from Les Mares to Bassin Blanc, 17.2.1976 ; *Lorence 2617, in MAU 19344*, Pétrin, 9.5.1979 ; *Vaughan 1100*, Mare aux Vacoas, 8.3.1935 ; *1331*, Macabé transect.

Syzygium coriaceum Bosser & Guého, *sp. nov.* — Pl. 3.

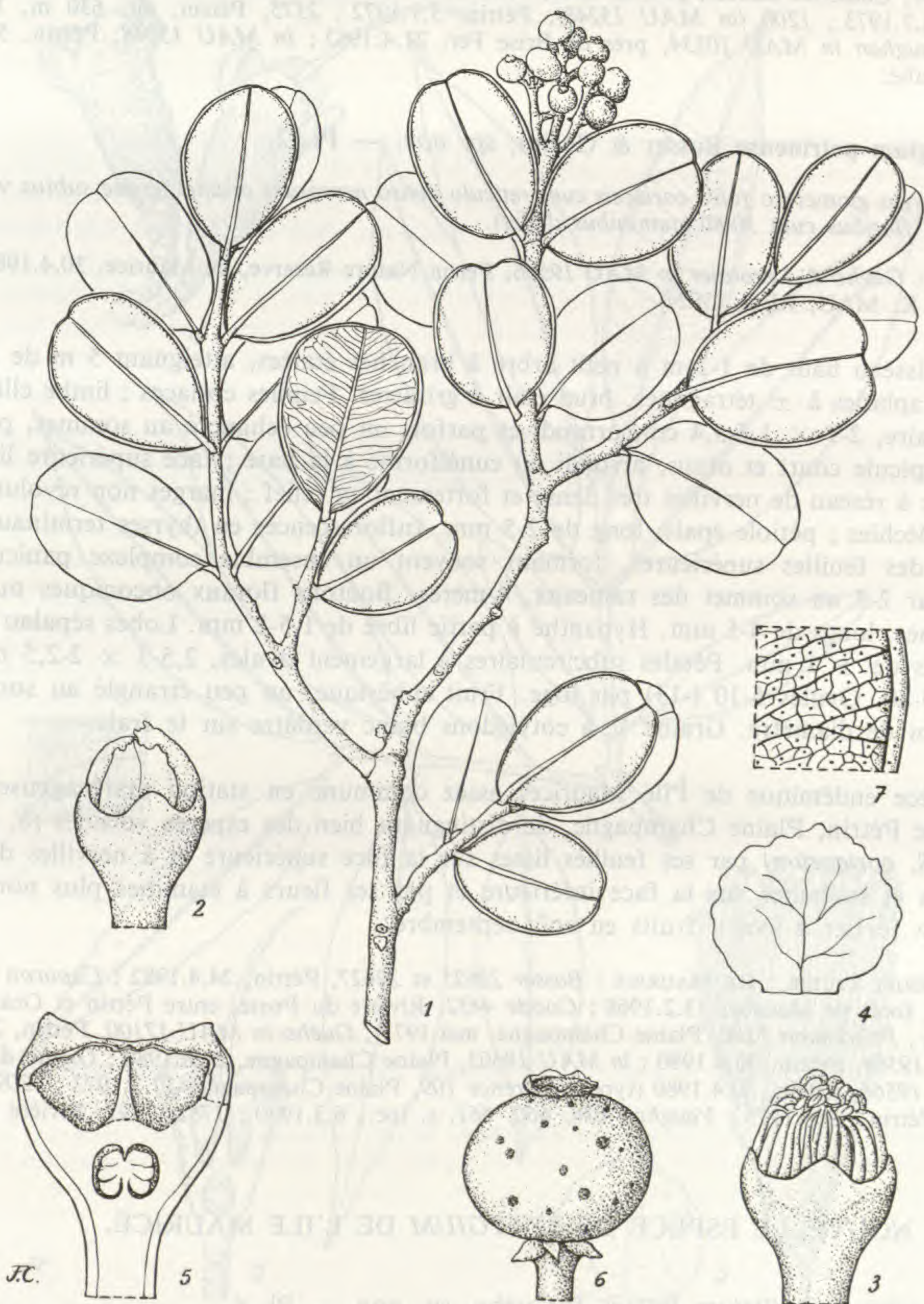
Frutex ad 1-1,5 m altus vel arbor parva ad 7 m alta ; folia crasse coriacea, obovalia vel late elliptica, 1,5-6,5 × 1-4 cm, apice rotundata vel leviter emarginata, basi cuneiformia vel rotundata, marginibus valde revolutis, reticulo nervorum utrinque valde prominente ; petiolus 1-2 mm longus ; inflorescentiae pauci- vel multiflorae, terminales vel axillares, 1,5-3 cm longae ; flores tetrameri ; gemmae florum obconicae vel ± claviformes, 2,5-4 mm longae ; sepala rotundata vel obtusa, 0,5 mm longa ; petala late ovalia vel orbicularia, 1,2-1,5 × 1,5-1,7 mm ; stamina 18-28 ; ovula 4-5 in quoque loculo ; fructus globosus, 0,6-1,2 (-1,5) cm in diametro, cum 1-2 seminibus.

TYPE : *Lorence 2375 (in MAU 19312)*, Petrin Nature Reserve, alt. 630 m, île Maurice, 10.2.1979 (holo-, P ! ; iso-, MAU !).

Espèce endémique de l'île Maurice, variable suivant la station : arbrisseau sur des sols ferrallitiques pauvres (Pétrin), petit arbre sur des sols plus profonds (Macabé). Les ramilles sont tétragones, grisâtres, les feuilles très coriaces à bords finalement fortement révolutés ; la nervation est, sur le sec, fortement saillante sur les 2 faces et les nervilles sont à mailles relativement lâches (par rapport à l'espèce suivante, *S. petrinense*). L'espèce se distingue surtout par ses fleurs à étamines peu nombreuses (18-28) et ses feuilles très coriaces. Les fruits sont globuleux, de 0,6-1,2 (1,5) cm de diamètre, devenant pourpre noir à maturité.

On la trouve dans les forêts humides des terres hautes et les brousses éricoïdes à *Philippia* et *Phylica*. Floraison en janvier-février.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : ILE MAURICE : *Boivin s.n.*, bois des parties élevées du Pouce, sept. 1849 ; *Bosser 22628*, Pétrin, 24.4.1982 ; *Bouton 615*, Mare aux Vacoas ; *Coode 4714*, Piton Grand Bassin, 31.1.1975 ; *4872*, Macabé, 15.2.1975 ; *Friedmann s.n.*, Pétrin, janv. 1984 (en alcool) ; *Guého in MAU 16509*, Piton du Fouge, 26.10.1974 ; *in MAU 17103*, Pétrin, 22.5.1975 ; *Guého, Bosser & Lecordier in*



Pl. 3. — **Syzygium coriaceum** : **1,** rameau en fruit × 2/3 ; **2,** bouton floral × 8 ; **3,** fleur, corolle tombée × 6 ; **4,** un pétale × 9 ; **5,** coupe longitudinale du gynécée × 9 ; **6,** fruit × 3 ; **7,** détail du limbe foliaire, face inférieure. (1, 6, 7, *Bosser 22628* ; 2-5, *Friedmann s.n.*, en alcool, P).

MAU 19544, Gaulettes Serrées, près de Camp Thorel, alt. 500 m, 11.3.1980 ; *Lorence 164*, Pétrin, alt. 630 m, 14.7.1973 ; *1200 (in MAU 15248)*, Pétrin, 5.7.1972 ; *2375*, Pétrin, alt. 630 m, 10.2.1979 (type) ; *Vaughan in MAU 10334*, près de Brise Fer, 21.4.1962 ; *in MAU 15248*, Pétrin, 5.7.1972 ; *1780*, Macabé.

Syzygium petrinense Bosser & Guého, *sp. nov.* — Pl. 2.

A Syzygio glomerato *foliis coriaceis cum reticulo denso nervorum ordinis tertiae subtus valde prominente et floribus cum 50-80 staminibus differt.*

Type : *Guého & Lecordier in MAU 19566*, Petrin Nature Reserve, île Maurice, 30.4.1980 (holo-, P ! ; iso-, K, MAU, REU, GEN).

Arbrisseau haut de 1-2 m à petit arbre à branches étalées, atteignant 5 m de hauteur. Ramilles aplaties à ± tétragones, brun clair à grisâtres. Feuilles coriaces ; limbe elliptique à subcirculaire, 2-7 × 1,5-5,4 cm, arrondi et parfois un peu échancré au sommet, plus rarement à apicule court et obtus, arrondi ou cunéiforme à la base ; face supérieure lisse, face inférieure à réseau de nervilles très dense et fortement en relief ; marges non révolutées ou à peine infléchies ; pétiole épais, long de 2-5 mm. Inflorescences en thyrses terminaux et aux aisselles des feuilles supérieures, formant souvent un ensemble complexe paniculiforme. Fleurs par 2-3 au sommet des rameaux, 4-mères. Boutons floraux obconiques ou un peu claviformes, longs de 4-5 mm. Hypanthe à partie libre de 1,5-2 mm. Lobes sépalaires arrondis, hauts de ± 1 mm. Pétales subcirculaires à largement ovales, 2,5-3 × 2-2,5 mm. Étamines 50-80. Ovules 5-10 (-13) par loge. Fruit sphérique, un peu étranglé au sommet, de 10-12 mm de diamètre. Graine 1, à cotylédons blanc verdâtre sur le frais.

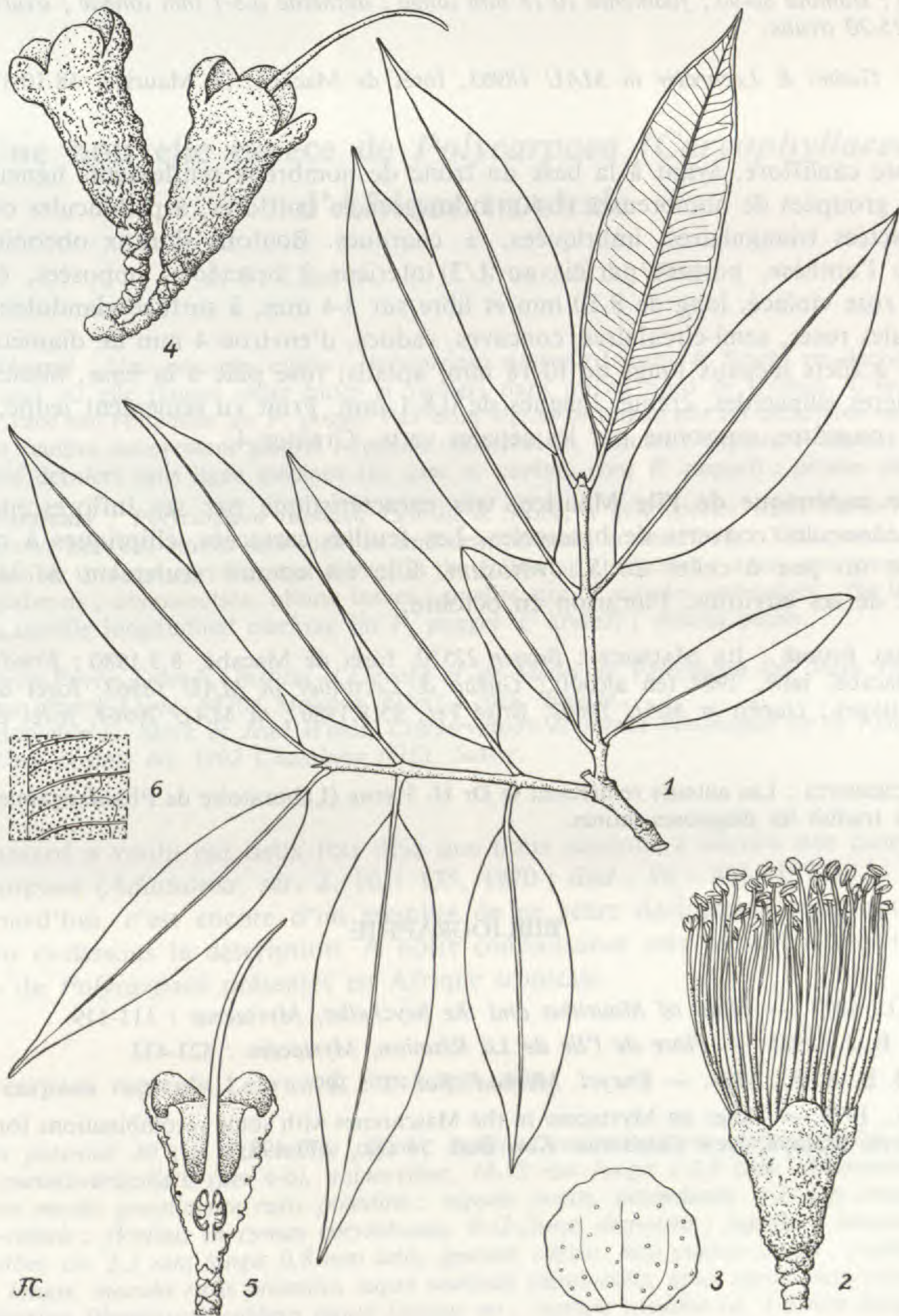
Espèce endémique de l'île Maurice, assez commune en station marécageuse dans la région de Pétrin, Plaine Champagne. Se distinguant bien des espèces voisines *(S. glomeratum* et *S. coriaceum)* par ses feuilles lisses sur la face supérieure et à nervilles densément réticulées et saillantes sur la face inférieure et par ses fleurs à étamines plus nombreuses. Floraison février à avril ; fruits en août-septembre.

Matériel étudié : Ile Maurice : *Bosser 22625* et *22627*, Pétrin, 24.4.1982 ; *Capuron 28265 SF*, Est de la forêt de Macabé, 13.2.1968 ; *Coode 4432*, Rivière du Poste, entre Pétrin et Grand Bassin, 12.3.1974 ; *Friedmann 1180*, Plaine Champagne, mai 1971 ; *Guého in MAU 17100*, Pétrin, 22.5.1975 ; *in MAU 19564*, Pétrin, 30.4.1980 ; *in MAU 19603*, Plaine Champagne, 22.8.1980 ; *Guého & Lecordier in MAU 19566*, Pétrin, 30.4.1980 (type) ; *Lorence 109*, Plaine Champagne, 17.3.1973 ; *1209 (in MAU 17050)*, Pétrin, 19.4.1975 ; *Vaughan 636, 660, 661*, s. loc., 6.3.1930 ; *1782, 1791*, Rivière du Poste.

3. UNE NOUVELLE ESPÈCE DE *SYZYGIUM* DE L'ILE MAURICE.

Syzygium mamillatum Bosser & Guého, *sp. nov.* — Pl. 4.

Frutex cauliflorus 3-4 m altus ; folia chartacea, elliptica vel oblonga, 7-13 × 1,8-6 cm, acuminata, basi cuneiformis ; petiolus 5-13 mm longus ; inflorescentiae uniflorae, 2-40 in protuberationibus lignosis quasi mamilliformibus basi trunci fruticis institutae ; pedunculi a bracteis imbricatis tecti, ± 1 mm longi ; flores tetrameri ; gemmae florum obconicae, 5-6 × 3-4 mm ; hypanthium 8-10 mm longum,



Pl. 4. — **Syzygium mamillatum** : **1**, rameau × 2/3 ; **2**, fleur, corolle tombée × 2 ; **3**, un pétale × 5 ; **4**, jeunes fruits × 2 ; **5**, coupe longitudinale du gynécée × 2 ; **6**, détail du limbe foliaire, face inférieure. (1-3, 6, *Guého & Lecordier in MAU 18963* ; 4, 5, *Friedmann s.n.*, en alcool, P).

ovarium ad 3-4 mm excedens ; sepala semiorbicularia, 2 × 3 mm ; petala orbicularia, 4 mm in diametro, caduca ; stamina 80-90 ; filamenta 10-18 mm longa ; antherae 0,8-1 mm longae ; ovarium biloculare, cum 15-20 ovulis.

TYPE : *Guého & Lecordier in MAU 18963*, forêt de Macabé, île Maurice, 18.10.1978 (holo-, MAU !).

Arbuste cauliflore, ayant à la base du tronc de nombreux renflements ligneux sur lesquels sont groupées de nombreuses (2-40) inflorescences uniflores, à pédoncules couverts de petites bractées triangulaires, imbriquées, ± charnues. Boutons floraux obconiques, rose pâle avant l'anthèse, portant parfois au 1/3 inférieur 2 bractéoles opposées, écailleuses. Hypanthe rose violacé, long de 8-10 mm et libre sur 3-4 mm, à surface glanduleuse, granuleuse. Pétales roses, semi-circulaires, concaves, caducs, d'environ 4 mm de diamètre. Étamines 80-90, à filets inégaux longs de 10-18 mm, aplatis, rose pâle à la base, blancs au sommet ; anthères ellipsoïdes, crème, longues de 0,8-1 mm. Fruit vu seulement jeune, verdâtre-rosé à ± rougeâtre, couronné par les sépales verts. Graines 4.

Espèce endémique de l'île Maurice, très caractéristique par ses inflorescences et ses fleurs à pédoncules couverts de bractéoles. Les feuilles cartacées, elliptiques à oblongues, ressemblent un peu à celles de *S. cymosum*. Elle est connue seulement de la forêt de Macabé et de ses environs. Floraison en octobre.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : ILE MAURICE : *Bosser 22570*, forêt de Macabé, 8.3.1980 ; *Friedmann s.n.*, forêt de Macabé, janv. 1984 (en alcool) ; *Guého & Lecordier in MAU 18963*, forêt de Macabé, 18.10.1968 (type) ; *Guého in MAU 19602*, Brise Fer, 25.8.1980 ; *in MAU 20564*, forêt de Macabé, 22.2.1983.

REMERCIEMENTS : Les auteurs remercient le Dr H. HEINE (Laboratoire de Phanérogamie, Muséum, Paris) qui a traduit les diagnoses latines.

BIBLIOGRAPHIE

BAKER, J. G., 1877. — *Flora of Mauritius and the Seychelles, Myrtaceae* : 111-119.

CORDEMOY, E. J., 1985. — *Flore de l'Ile de La Réunion, Myrtacées* : 423-433.

LAMARCK, J. B. A. P., 1789. — *Encycl. Méthod. Bot.* 3 : 199.

SCOTT, A. J., 1979. — Notes on Myrtaceae in the Mascarenes with some recombinations for taxa from Aldabra, Malaya, New Caledonia. *Kew Bull.* 34 (3) : 473-498.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 39-42.

Une nouvelle espèce de *Polycarpaea (Caryophyllaceae)* d'Afrique tropicale

J.-P. LEBRUN, A. L. STORK & J. WÜEST

Résumé : Une nouvelle espèce, *Polycarpaea rupicola* Lebrun & Stork, est décrite du Cameroun où elle pousse entre blocs et rochers dans ou au bord de rivières. C'est une plante vivace qui ressemble au *P. poggei* Pax dont elle se distingue par les caractères suivants : tiges et feuilles entièrement glabres ; feuilles oblancéolées, obtuses ; stipules et sépales plus petits ; ces derniers sans ligne médiane (ils sont ± carénés chez *P. poggei*) ; pétales oblongs.

Summary : *Polycarpaea rupicola* Lebrun & Stork, a new species from Cameroon where it grows between stones and rocks in and near streams, is described. This perennial species is similar to *P. poggei* Pax but differs in the following characters : stems and leaves completely glabrous ; oblanceolate, obtuse leaves ; smaller size of stipules and sepals ; the latter without a middle longitudinal marking (in *P. poggei* ± keeled) ; oblong petals.

Jean-Pierre Lebrun, Institut d'Élevage et de Médecine Vétérinaire des Pays Tropicaux, 10, rue Pierre Curie, 94704 Maisons Alfort Cedex, France.
Adélaïde L. Stork et Jean Wüest, Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Case postale 60, 1292 Chambésy (GE), Suisse.

Le hasard a voulu par deux fois déjà que nous eussions à décrire une nouvelle espèce de *Polycarpaea* (*Adansonia*, sér. 2, 10 : 135, 1970 ; *ibid.*, 16 : 461, 1977).

Aujourd'hui, c'est encore d'un membre de ce genre décidément captivant, que nous présentons ci-dessous la description. A notre connaissance cela porte à dix-sept le nombre d'espèces de *Polycarpaea* présentes en Afrique tropicale.

Polycarpaea rupicola Lebrun & Stork, *sp. nov.*

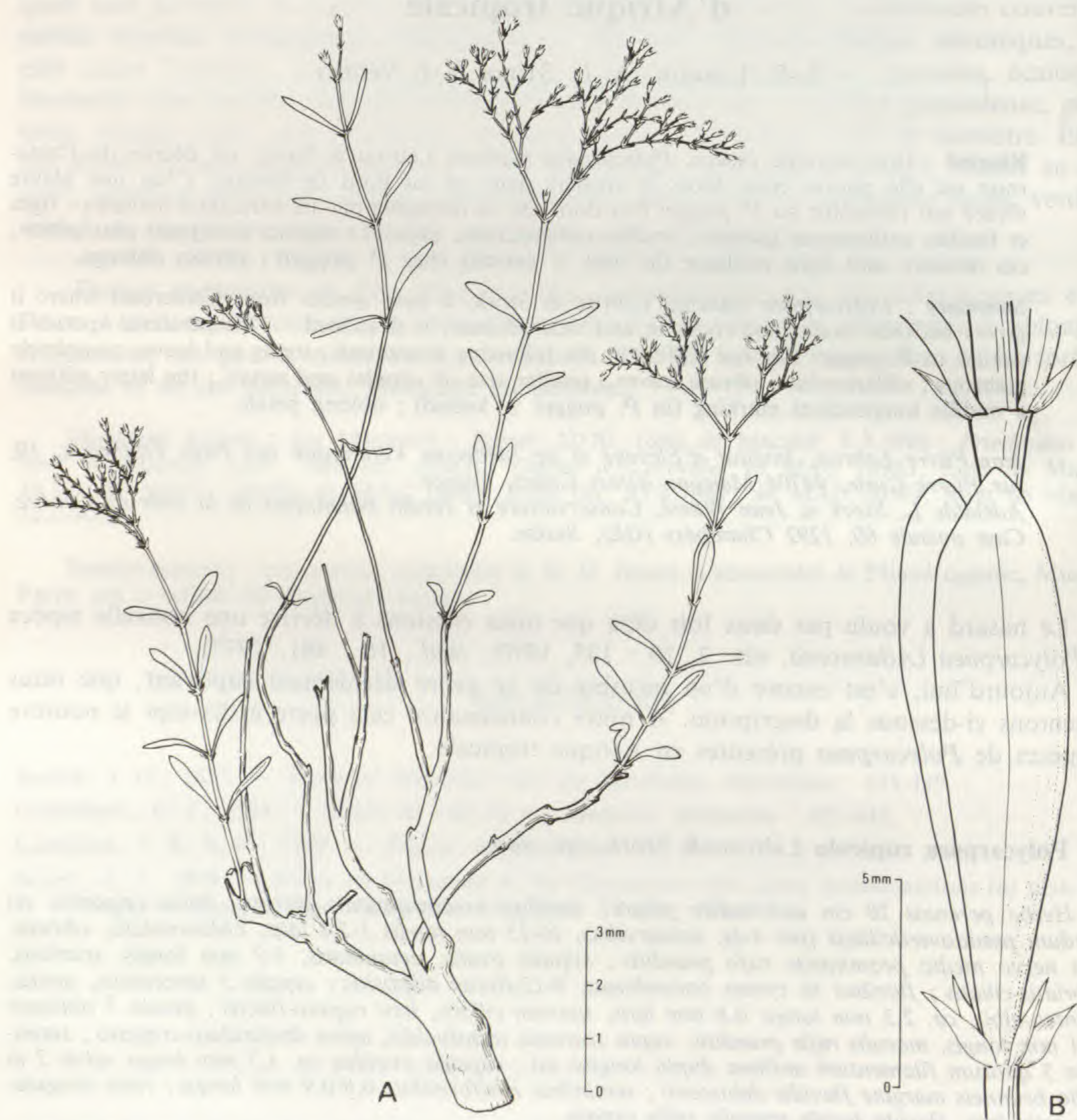
Herba perennis 20 cm alta radice palari ; caulibus erectis-arcuatis glabris ; foliis oppositis vel interdum pseudoverticillatis (per 4-6), uninervibus, 10-15 mm longis 1-2,8 latis, oblanceolatis, obtusis, infra nervo medio prominente rufo praeditis ; stipulis ovatis, acuminatis, 1-2 mm longis, scariosis, fimbriatis-ciliatis ; floribus in cymas corymbosas, 9-12-floras dispositis ; sepalis 5 lanceolatis, acutis, argenteo-albis, ca. 2,3 mm longis 0,8 mm latis, sparsim ciliatis, basi cupreo-tinctis ; petalis 5 oblongis ca. 1 mm longis, maculis rufis praeditis, supra scariosis translucidis, apice denticulato-crispato ; staminibus 5 quorum filamentum anthera duplo longius est ; capsula ovoidea ca. 1,5 mm longa valvis 3 in medio brunneis margine flavidis dehiscenti ; seminibus reniformibus 0,8-0,9 mm longis ; testa irregulariter reticulata, flavida lucida maculis rufis ornata.

P. poggei *similis sed differt : caulis foliisque glabris ; foliis oblanceolatis, stipulis sepalisque parvibus ; petalis oblongis ; linea media sepalis deficiente.*

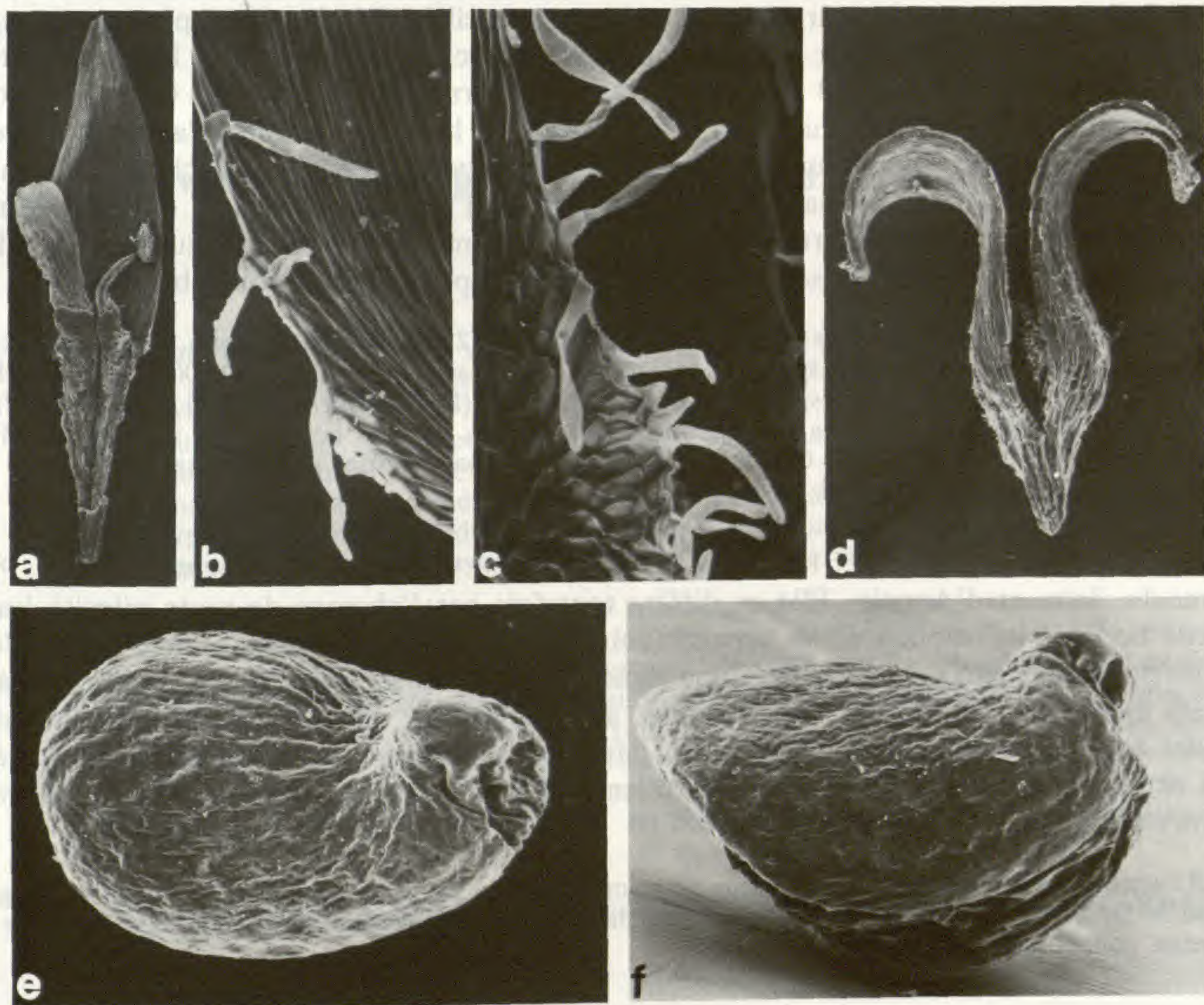
Habitat in rupibus Africae tropicae.

Typus : *Letouzey 9792* (3.1.1970, fl., fr.), Cameroun, bordure de la Sanaga en amont (rive gauche) du pont dit de Kikot (route Douala—Bafia), 70 km SSW de Bafia (feuille IGN 1/200 000e Bafia) ; entre blocs et rochers gnéissiques après décrue du fleuve (holo-, P ; iso-, ALF).

Plante vivace d'environ 20 cm de hauteur, glabre (Pl. 1). Racine pivotante d'abord simple puis divisée. Rameaux fasciculés au sommet de la racine principale, brun-rougeâtre, arqués-dressés ; tiges plus jeunes vertes et pratiquement seules à porter des feuilles planes, aux



Pl. 1. — **Polycarpaea rupicola** : **A**, partie d'une plante ; **B**, détail de la tige portant une paire de feuilles avec stipules. (D'après *Letouzey 9792* et *11156*).



Pl. 2. — **Polycarpaea rupicola** (photographies au MEB) : **a**, partie d'une fleur montrant sépale, pétale et étamine × 18 ; **b**, détail d'un sépale (vers la base) à bords ciliés × 200 ; **c**, détail d'une bractée à bords ciliés × 250 ; **d**, fruit mûr ; seules deux valves sont montrées ; leurs bords (de couleur jaune) forment comme une bande marginale × 38 ; **e** et **f**, graines dans deux positions × 80.

bords hyalins, uninervées, opposées par deux ou parfois subfasciculées par 4 à 6. Feuilles d'environ 10-15 mm de longueur, larges de 1-2,8 mm, oblancéolées, obtuses au sommet, de teinte glauque au-dessus et rouge sur leur nervure médiane au-dessous, du moins sur le frais. Stipules d'environ 1,2-2 mm de longueur, scarieuses-translucides, fimbriées-ciliées à la base et aux bords, terminées en pointe effilée (souvent déchirée en deux). Les jeunes tiges vertes, naissant d'une tige ancienne brune, portent des inflorescences terminales formées de cymes corymbiformes bien distinctes, moyennement denses, chacune riche de 9-12 fleurs environ, et mesurant une dizaine de millimètres étalés sur le sec, parfois un peu effuse et atteignant alors 17 mm de longueur ; pédicelle floral épais, un peu en forme de cône renversé. Fleurs à 5 sépales lancéolés, blanc d'argent, peu brillants à la lumière du jour, trans-

lucides et sans ligne médiane, longs d'environ 2,3 mm, larges de 0,8 mm, munis à leur base de quelques stries rouge-brunâtre, aux bords un peu ciliés (Pl. 2). Cinq pétales oblongs, piquetés sur 3/4 de la longueur de brun-rouille sur le sec (rose sur le frais), longs d'environ 1 mm et larges d'à peu près 0,3 mm. Cinq étamines alterni-pétales d'environ 0,7 mm de longueur, à anthères oblongues (jaunes sur le frais), égalant la moitié du filet. Capsule ovoïdale, longue d'environ 1,5 mm, s'ouvrant en trois valves vers l'extérieur, tachetée de brun-rougeâtre dans leur partie médiane, en creux par rapport aux bords épaissis, qui sont jaunes et moins larges. Graines réniformes, longues de 0,8-0,9 mm ; surface du tégument irrégulièrement réticulée, d'un jaune luisant et ornée de stries ou petites taches rouge-brunâtre (Pl. 2).

AUTRES ÉCHANTILLONS ÉTUDIÉS : *Letouzey 11156* (7.2.1972, fl., fr.), Cameroun, cours du Nkam près Sahé, 3 km SSW de Nkondjok sur la route Bafang-Yabassi (feuille IGN 1/200 000[e] Ndikiniméki), dans les fentes de rochers baignés par l'eau lors des crues (P) ; *Hepper 1926* (11.2.1958, fl., fr.), Cameroun occidental, river Katsina (= Kimbi) Bridge, in rock crevices beside river, alt. 1070 m (P) ; *J. Lowe 3485* (12.2.1978, fl., fr.), Cameroun, beside river Sanaga Bridge near Nkong Ngok (4°10′ N-11°01′ E), ca. 300 m, among rock beside river (K).

L'espèce décrite ci-dessus ressemble par sa souche vivace au *Polycarpaea poggei* Pax connu du Zaïre et d'Angola. Elle en diffère toutefois par l'absence de toute pilosité (sauf les cils bordant les stipules et les sépales (voir Pl. 2), l'habitus (rameaux bien plus grêles, partiellement flexueux), le manque d'une ligne médiane sur les bractées, les feuilles oblancéolées et obtuses, les pétales non acuminés au sommet, les dimensions plus modestes des stipules et sépales ; par son écologie enfin : fentes de rochers. Les stipules fimbriées-ciliées et la capsule à bandes longitudinales pourraient indiquer une certaine parentée, comme avec *P. corymbosa* (L.) Lam.

REMERCIEMENTS : Une fois encore nous adressons nos bien sincères remerciements à notre collègue et ami le Dr H. HEINE du Muséum (P) et à Madame I. DE ZBOROWSKI (ALF) pour leur aimable et précieuse collaboration.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 43-80.

Revision of the genus *Tachiadenus (Gentianaceae)*

J. KLACKENBERG

Summary : The Madagascan endemic genus *Tachiadenus* is revised. 11 species and one subspecies are recognized. Three new species are presented, of which one, *T. umbellatus* Klack. is described here, and two, *T. pervillei* Humbert ex Klack. and *T. boivinii* Humbert ex Klack. are validated here. One new combination is also made, *T. platypterus* Humbert subsp. *angustialatus* (Humbert) Klack. Various aspects of the morphology are discussed including micromorphology of the seeds as seen by means of SEM. A key to all species as well as their typification, maps and drawings are given. A hypothesis of the cladistic relationship of the species is presented. Phytogeography and vicariance patterns are discussed.

Résumé : Révision de *Tachiadenus*, genre endémique de Madagascar ; 11 espèces et une sous-espèce sont reconnues. Trois nouvelles espèces sont présentées, dont une, *T. umbellatus* Klack., est décrite et deux, *T. pervillei* Humbert ex Klack. et *T. boivinii* Humbert ex Klack., sont validées ici. Une nouvelle combinaison, *T. platypterus* Humbert subsp. *angustialatus* (Humbert) Klack., est établie. Des aspects différents de la morphologie sont discutés, incluant la micro-morphologie des graines au microscope électronique à balayage. Une clé de détermination est proposée ; tous les taxa sont typifiés, illustrés et localisés. Une hypothèse de l'affinité cladistique des espèces est présentée. La phytogéographie et des types de vicariance sont discutés.

Jens Klackenberg, Botaniska institutionen, Stockholms universitet, S-106 91 Stockholm, Suède.

INTRODUCTION

Tachiadenus is a homogeneous, rather small genus of 11 species endemic to Madagascar. The generic name was introduced by GRISEBACH (1839) in his Genera et Species Gentianearum, a fundamental work for the systematics of *Gentianaceae*. GRISEBACH placed his genus in the tribe *Lisiantheae* (« *Lisyantheae* »), but it was later transferred to the tribe *Exaceae* (characterized i.a. by a bilocular ovary) by BENTHAM & HOOKER (1876). It was put in the subtribe *Tachiinae* by GILG (1895), i.e. near the original position given to it by GRISEBACH. However, in spite of its unilocular ovary with parietal placentation, *Tachiadenus* is probably best returned to *Exaceae* sharing several characters with the genera in this tribe (for a further discussion see KLACKENBERG, 1985 : 17).

When introducing *Tachiadenus* GRISEBACH transferred three species of *Lisianthus*, *L. carinatus*, *L. trinervis* and *L. tubiflorus*, to his new genus, and also added one new species, *T. longiflorus*, common on the central plateau. The widely distributed *T. carinatus*, the first of the species to be described in 1792 by DESROUSSEAUX, and also *T. tubiflorus* and *T. longiflorus*, are still considered to belong to the genus. *T. trinervis*, however, is now

placed in the recently described genus *Ornichia* (KLACKENBERG, 1986). Three species were added during the 19th century. It was not until 1963 that the remaining taxa, *T. vohimavensis, T. platypterus* var. *angustialatus, T. pervillei, T. boivinii* and *T. antaisaka*, were described by HUMBERT in a preliminary paper when preparing the family *Gentianaceae* for the Flore de Madagascar et des Comores (not completed). All of the latter taxa are accepted in the present revision, but *T. platypterus* var. *angustialatus* is elevated to the rank of subspecies and *T. pervillei* and *T. boivinii*, not validly published by HUMBERT, are here validated. *T. umbellatus* is a new species described in the present paper.

Material has been examined from BM, K, MO, P and S (abbreviations according to HOLMGREN et al., 1981). Measurements in the descriptions are from dry material.

The spelling of geographical names is as much as possible in accordance with the Carte de Madagascar au 1 : 500000 Type 1963, Institut Géographique National, Paris, annexe Tananarive.

All drawings are by the author.

The taxa delimited in this work are in accordance with the discussion in KLACKENBERG (1985 : 9), i.e. in brief : 1) species are morphologically identifiable distinct populations ; 2) subspecies are two or several identifiable populations with intermediate forms in a contiguous area ; 3) varieties are locale deviating populations of a species ; 4) forms are deviating individuals. Varieties and forms are considered to be of no value in this work.

Tachiadenus is small and homogeneous and a division into sections of the genus is not thought necessary. Furthermore, to avoid paraphyletic groups *T. gracilis* would have to be the sole representative in its section, in any delimitation, which will be neither practical nor meaningful.

MORPHOLOGY

HABIT : The genus *Tachiadenus* consists of erect annual herbs with woody base to probably perennial subshrubs, from ca. 0.1 m (several species) to 3 m high (*T. tubiflorus*).

STEM : The stems are terete to subquadrangular. They are sometimes wingless (*T. tubiflorus*) but usually furnished with four wings or lines. The wings or lines are either situated at equal distance from each other or run more closely to each other in two pairs at opposite sides of the stem (*T. platypterus, T. longiflorus, T. pervillei* and *T. boivinii*). In *T. vohimavensis* the lines are also situated in two pairs at opposite sides of the stem, but below the attachments of the leaves, not between them, which is the usual state.

LEAVES : The leaves follow the usual pattern of the *Gentianaceae*. They are always decussate. The leaf pairs are usually separated by more or less elongated internodes, but when the inflorescence is umbel-shaped, two pairs of leaves might be very closely set just below the umbel (i.e. very short internode). The leaves are sometimes furnished with a distinct petiole (*T. longifolius* and *T. tubiflorus*). However, the petiole is usually indistinct or the leaves are sessile. Distinctly amplexicaul leaves are characteristic only to *T. antaisaka*, but semiamplexicaul leaves are found in *T. platypterus, T. longiflorus* and *T. pervillei*. The leaves are always simple and entire. The outline of the leaves is usually narrowly ellip-

tic to narrowly ovate but ovate and obovate leaves may be found. They are parallel-nerved with a prominent mid-nerve and 1-2 pairs of lateral nerves. The leaves are glabrous but small unicellular hair-like structures are present at the axils. The stomata are anisocytic.

INFLORESCENCE : The basic structure of the inflorescence is a di- to monochasial cyme. In five species, viz. *T. boivinii, T. antaisaka, T. umbellatus, T. longifolius* and *T. tubiflorus* the internodes of the inflorescence are shortened. In the latter four species this results in an almost total suppression of the internodes as well as the leaves (bracts) of the inflorescence, which manifests itself as an umbel-shaped inflorescence. This same evolution can also be observed within the Malagasy population of *Exacum* (KLACKENBERG, 1985 : 11).

CALYX : The calyx usually consists of five equal-sized and elongated valvate lobes coalescent 1/3-1/2 of their length and furnished with a wing at the dorsal side of each sepal. Some exceptions occur. *T. tubiflorus* has broad and overlapping calyx lobes of different size with two narrower outer and three broader inner ones forming a many-layered cornet. *T. gracilis* and *T. tubiflorus* have long free lobes and the sepals are coalescent only at the very base less than 1/5 of their length. In *T. platypterus* subsp. *platypterus* the sepals are coalescent 2/3-3/4 of their length with the free lobes turning outwards. These lobes are furthermore not subulate or linear but broadened in their middle part. *T. pervillei* is also furnished with broad sepal lobes though more elongated and less distinctly broadened at the middle than in *T. platypterus* subsp. *platypterus*. The dorsal wings in *T. vohimavensis, T. longiflorus* and *T. pervillei* are usually very distinct (up to 6 mm wide). On the contrary *T. boivinii* and *T. tubiflorus* lack wings completely. The wings of *T. carinatus* and *T. vohimavensis* are characteristic in being broad almost to the tip of the lobes and there rather abruptly narrowing. The calyx in *T. longiflorus* is unique in being furnished with 10 wings, i.e. except for the wings situated at each sepal along the mid-nerve, there are five more situated along the sutures between the sepals. These wings end at the lobe sinuses. The calyx of *T. antaisaka* is dotted with small epidermal papillae.

COROLLA : The flowers of *Tachiadenus* are pentamerous, showy, white to violet and large with a long narrow tube which varies from a few centimetres long in *T. gracilis* to up to 19 cm in some individuals of *T. boivinii*. Above the anthers all species, except *T. gracilis, T. antaisaka* and *T. umbellatus* and some individuals of *T. carinatus*, are furnished with a coronula within the tube. This coronula usually consists only of more or less prominent knobs immediately above the anthers or between the anthers and the mouth of the tube. In *T. longifolius* and *T. tubiflorus*, however, the coronula forms a coherent callus at the mouth. The latter species is also furnished with papillate hairs at the base of the petal lobes around the mouth of the tube.

The upper epidermis of the petals consists of conical more or less isodiametric cells covered with cuticular striations.

After anthesis the nerves in the petals harden and the corolla persists for a long time, but is eventually thrown off, usually torn apart just above the capsule. In *T. longifolius* and *T. tubiflorus* the corolla is also ultimately deciduous, but first the lower 1/4-1/3 of the tube distinctly harden and widens forming a hard tube around the young fruit. When the capsule matures the whole of this tube is rejected.

ANDROECIUM : The corolla tube, slightly widened where the stamens are contained below the limb, totally encloses the anthers. The anthers are inserted below the lobe sinuses on very short filaments. They are thin with soft walls. The endothecium walls consist of more or less parallel bars and the thecae open by longitudinal slits. This is in accordance with *Ornichia* and *Sebaea* but contrary to the hard anthers with finely perforated endothecium found in *Exacum* which open by apical pores (KLACKENBERG, 1985 : 15). The anthers are furnished with a small usually thin apical appendix. This appendix is truely apical as a continuation of the connective and not placed as a dorsal knob as in *Exacum*. In *T. tubiflorus* the appendix is broad with large papillae and in addition the same type of appendices are found at the bases of the thecae. Furthermore, the anthers are usually rectangular-linear standing together forming a tube, but the anthers of *T. tubiflorus* are broader at the base than at the apex and consequently form a cone.

GYNOECIUM : The ovary has parietal placentation but at least when young the placentas, which are long and running from top to base, stand together though not fused forming a partition. The ovary in this way appears to be bilocular. The placentas are covered with numerous ovules. The fruit is a bivalved capsule. The partition composed of the protruding mid-walls is in fruit partly to usually entirely coriaceous. In *T. tubiflorus* not only the mid-walls but also the involute placentas harden in fruit. The style is filiform and straight and at late anthesis usually protruding from the tube. The stigma is entire to faintly bilobed without any taxonomical value.

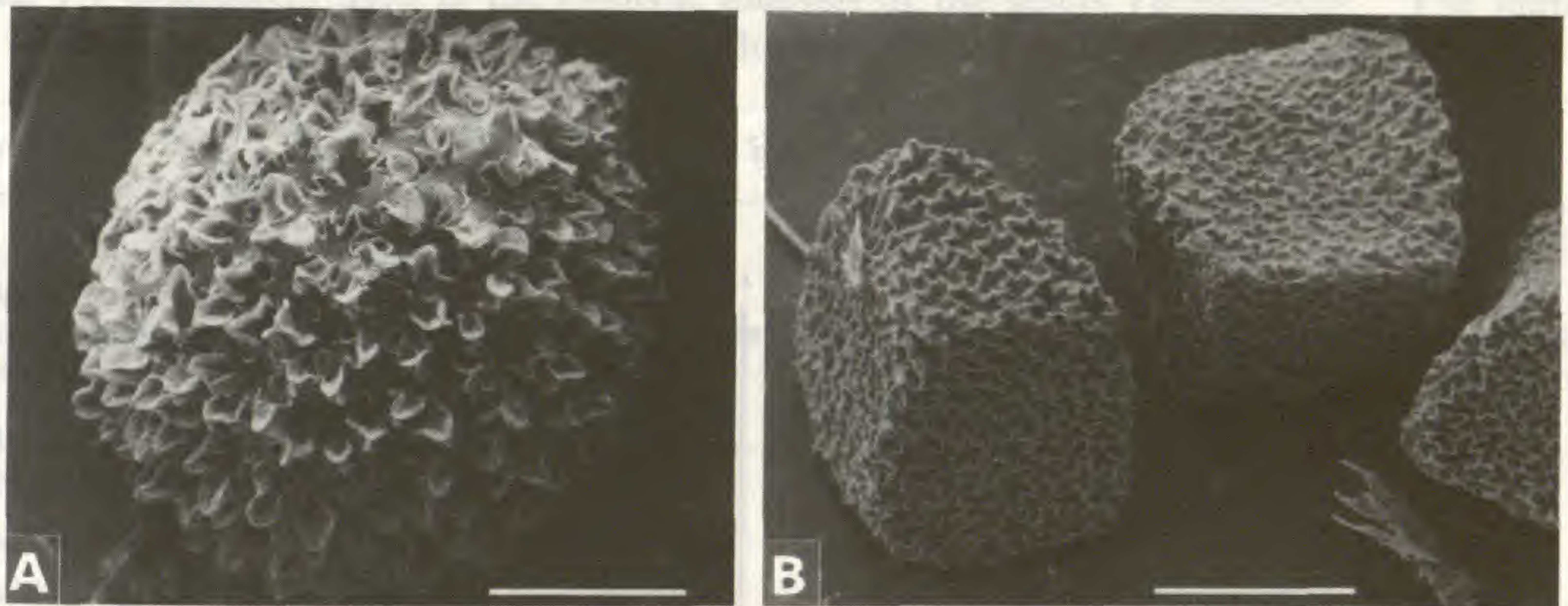
SEEDS : The seeds are numerous and small, 0.3-0.8 mm in diameter, usually angular and subconical with the testa cells anticlinally undulated in a star-shaped pattern (Pl. 1, *B*). This is the same seed morphology as is found in most of the genera within the *Exacinae*, e.g. *Ornichia, Exochaenium, Belmontia* and most of the species of *Exacum* (the primitive state within this genus). In *T. tubiflorus* the seeds are spherical, with the walls of the testa cells much protruding (Pl. 1, *A*). This type of seed has not been found in any other species of *Exacinae*.

No studies have been made on the karyology or the embryology of *Tachiadenus*.

PHYLOGENY

The phylogeny has been worked out by constructing a cladogram (Pl. 2) using HENNIG's (1966) argumentation method.

NODE A : The apomorphic characters within *Tachiadenus* have been identified using *Ornichia* as outgroup. *Tachiadenus* was placed in the subtribe *Tachiinae* by GILG (1895) but both *Tachiadenus* and *Ornichia* are probably better placed in the subtribe *Exacinae* (KLACKENBERG, 1985 : 17, 1986). Other possible taxa to use as outgroup in relation to *Tachiadenus* are *Exacum* and *Sebaea*, both in subtribe *Exacinae* (GILG, 1895) ; see KLACKENBERG (1985 : 19) for a further discussion. *Sebaea* is a somewhat polymorphic genus with unclear genus delimitation, often including *Exochaenium* and *Belmontia* (see MARAIS, 1961 : 464). *Ornichia, Tachiadenus* and *Exacum* are characterized by character (ch.) 25

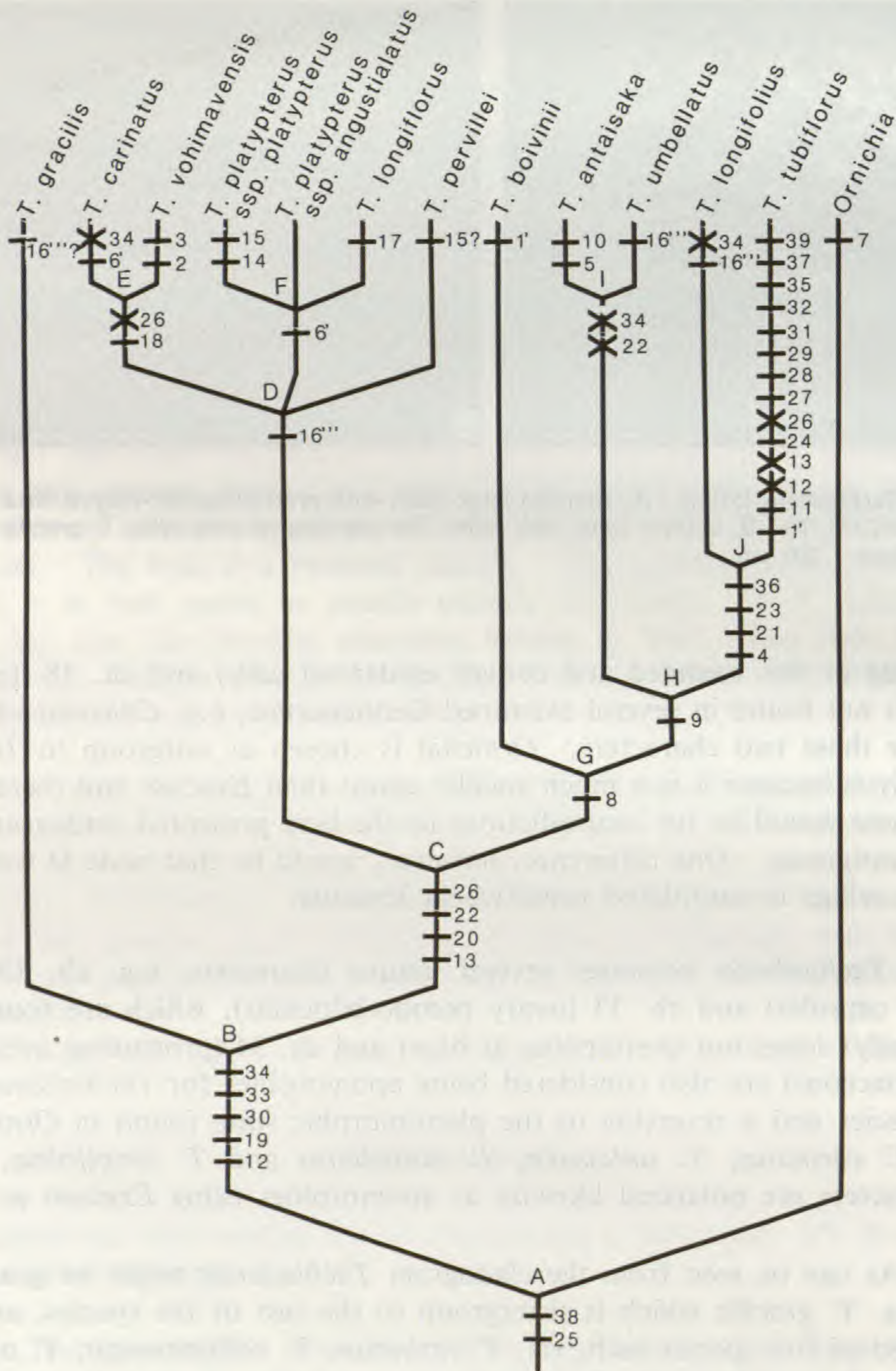


Pl. 1. — **Seeds of Tachiadenus** (SEM) : **A**, rounded large seeds with protruding star-shaped testa cells, *T. tubiflorus* (*s. coll., SF-2378*, P) ; **B**, cubical seeds with rather flat star-shaped testa cells, *T. gracilis* (*J. & M. Peltier 4624*, P). — Scale : 200 µm.

(petals with more or less rounded and convex epidermal cells) and ch. 38 (testa cells star-shaped) which is not found in several examined *Gentianaceae*, e.g. *Chironia* which is chosen as outgroup for these two characters. *Ornichia* is chosen as outgroup to *Tachiadenus* in the present analysis because it is a much smaller genus than *Exacum* and therefore easier to work with. There would be no contradictions to the here presented cladogram when using *Exacum* as the outgroup. One difference, however, would be that node D would not exist, as having calyx wings is considered primitive in *Exacum*.

NODE B : *Tachiadenus* possesses several unique characters, e.g. ch. 19 (long tube), ch. 30 (narrow capsules) and ch. 33 (ovary pseudo-bilocular), which are found in all species. Ch. 12 (calyx lobes not overlapping at base) and ch. 34 (protruding mid-walls in capsule entirely coriaceous) are also considered being apomorphies for *Tachiadenus* but are not found in all species and a reversion to the plesiomorphic state found in *Ornichia* must be postulated in *T. carinatus, T. antaisaka, T. umbellatus* and *T. longifolius*, respectively. These five characters are polarized likewise as apomorphies using *Exacum* as outgroup.

NODE C : As can be seen from the cladogram *Tachiadenus* might be grouped in three main groups, i.e. *T. gracilis* which is sistergroup to the rest of the species, and two sister-groups comprised of five species each, viz. *T. carinatus, T. vohimavensis, T. platypterus, T. longiflorus* and *T. pervillei*, and *T. boivinii, T. antaisaka, T. umbellatus, T. longifolius* and *T. tubiflorus*, respectively. *T. gracilis* differs from the rest of the species by lacking all of the four characters ch. 13 (calyx lobes long coalescent), ch. 20 (tube more than twice the calyx length), ch. 22 (coronula present) and ch. 26 (large anthers). However, ch. 13 and ch. 26 are absent also in *T. tubiflorus* and ch. 22 is absent in *T. antaisaka* and *T. umbellatus* and reversals in these characters are proposed as the most parsimonious solution. There are also four specimens of *T. gracilis* at the far south of its distribution area



Pl. 2. — **Cladogram showing the phylogenetic relationship between the species of Tachiadenus.** The groupings, designated by a letter, are discussed in the text (see Phylogeny). The apomorphies are indicated with bars and numbers explained in Table 1. Crossed bars indicate a supposed reversal of an earlier acquired character. Apostrophes " ' " after a number indicate homoplastic characters with the number of the apostrophes equalling the number of supposed additional parallelisms occuring within *Tachiadenus*. A data matrix of the characters is presented in Table 2.

TABLE 1 : Characters used in the cladistic analysis of the genus *Tachiadenus*. The numbers correspond to the numbers in the cladogram (Pl. 2).

APOMORPHIC	PLESIOMORPHIC
STEM	**STEM**
1. Without lines or wings.	With lines or wings.
2. Lines situated close to each other in two opposite pairs decurrent below the attachment of the leaves.	Lines situated at equal distance from each other in two opposite pairs decurrent between the attachments of the leaves.
3. With many papillae at the nodes on the edging between the leaves (i.e. petiole bases).	Without or with few papillae and only inside the edging.
LEAVES	**LEAVES**
4. With long, distinct petiole.	Petiole ± short or leaves sessile.
5. Amplexicaul.	Not amplexicaul.
6. Obtuse.	Acute.
7. Hairy.	Glabrous.
INFLORESCENCE	**INFLORESCENCE**
8. Cymes with shortened internodes and the subtending leaves (bracts) to the flowers (at least the ones of the uppermost flowers) ± reduced.	Cymes with long internodes ; bracts of normal leaf-size.
9. Inflorescence umbel-shaped, i.e. cymes with very short internodes and bracts very small or scale-like.	Cymes with shortened or long internodes but not totally suppressed ; bracts of normal leaf-size or reduced but not totally suppressed.
CALYX	**CALYX**
10. Calyx with small epidermal papillae.	Epidermis of calyx smooth.
11. Lobes of different size.	Lobes of ± equal size.
12. Lobes not overlapping at the base.	Lobes overlapping at the base.
13. Lobes long coalescent, ca. 1/3 of their length or more.	Lobes short coalescent, ca. 1/5 of their length or less.
14. Lobes bent outwards.	Lobes straight.
15. Lobes with the outermost part distinctly dilated.	Lobes ± linear or gradually tapering from the base.
16. Lobes on the dorsal side with distinct wings > 1 mm.	Lobes flat or keeled to undistinctly winged.
17. Calyx with ten wings.	Calyx with five or no wings.
18. Wings ± abruptly tapering near the apex.	Wings gradually tapering.
COROLLA	**COROLLA**
19. Tube long.	Tube short.
20. Tube more than twice as long as the calyx.	Tube twice the calyx length or shorter.
21. Lower 1/3 of the tube hardened and broadened at late anthesis.	Lower part does not harden or broaden but sometimes with hardened veins only.
22. Coronula ± distinct, consisting of knobs or ring-shaped.	Without coronula.
23. Coronula ring-shaped, callus-like.	Coronula not callus-like.
24. With epidermal hairs at the base of the limb.	Without such hairs.
25. Petals with ± rounded and convex epidermal cells.	Petals with elongated flat cells.
ANDROECIUM	**ANDROECIUM**
26. Anthers large, > 5 mm long.	Anthers short, < 5 mm long.
27. Anthers forming a cone ; each anther broader at the base than at the apex.	Anthers forming a tube ; each anther as broad at the base as at the apex.
28. Anthers with large, large-celled apical appendix.	Apical appendix thin.
29. Thecae bases with appendices.	Thecae bases without appendices.

APOMORPHIC	PLESIOMORPHIC
GYNOECIUM	GYNOECIUM
30. Capsule narrow, narrowly ovoid to narrowly ellipsoid.	Capsule broad, ellipsoid to usualy ovoid or broadly ovoid.
31. Each carpel of the capsule with several prominent veins.	Each carpel of the capsule with mid-nerve prominent only.
32. Surface of capsule rough.	Surface ± smooth.
33. Ovary pseudo-bilocular.	Ovary truly bilocular at least towards the base.
34. The two protruding mid-walls in capsule entirely coriaceous.	Mid-walls partially membranaceous.
35. Placenta in fruit hard and involute.	Placenta not hard.
SEEDS	SEEDS
36. Seeds large, > 0.6 × 0.6 mm.	Seeds small, < 0.6 × 0.6 mm.
37. Seeds spherical.	Seeds ± cubical.
38. Testa cells star-shaped.	Testa cells ± isodiametric.
39. Walls of testa cells much protruding.	Walls not much protruding.

with tubes slightly longer than twice the calyx length, which are, however, not taken into consideration here.

NODE D, E, F : Six taxa are joined by the single ch. 16 (distinct calyx wing). This is a weak character which has arisen several times. In *Exacum* (KLACKENBERG, 1985) the same problems with this character with delimitation and parallelism are observed. Within *Tachiadenus* three parallelisms are supposed, viz. in *T. gracilis*, *T. umbellatus* and *T. longifolius*. The delimitation of what is a wing is of course somewhat arbitrary. As drawn here, i.e. distinct wing wider than 1 mm, some specimens of *T. longiflorus* fall outside the definition by having somewhat narrower wings, but they are always distinct. *T. gracilis* is usually furnished with a narrow keel only but a few specimens from southeast Madagascar have slightly wider wings exceeding 1 mm which is marked with a ? in the cladogram. The six taxa joined at node D are on general resemblance grouped in two groups, viz. *T. carinatus* and *T. vohimavensis*, and *T. platypterus*, *T. longiflorus* and *T. pervillei*, respectively. *T. vohimavensis* is obviously a small segregate of *T. carinatus* with which it is joined by the structure of the calyx wing (ch. 18, wing broad and rather abruptly narrowing at the apex). The other group is here presented with *T. pervillei* separate. This species, however, is united with *T. platypterus* subsp. *platypterus* by ch. 15 (broadened calyx lobes) and *T. pervillei* could be equally parsimoniously placed as sistergroup to *T. platypterus* subsp. *platypterus* and with a reversal in ch. 6 (obtuse leaves). Being indistinct, however, ch. 15 in *T. pervillei* is considered doubtful. I also prefer to avoid to present a cladogram showing a subspecies more closely related to another species than to the other subspecies of the same species. This is, however, also a possible solution though rarely accepted (see also KLACKENBERG, 1985, species concept, for an example in *Exacum*). However, the two subspecies of *T. platypterus*, *T. longiflorus* and *T. pervillei* are considered closely related.

TABLE 2 : Data matrix of the characters used in the cladistic analysis of the genus *Tachiadenus*. The numbers correspond to the characters described in Table 1. 0 = plesiomorphic state ; 1 = apomorphic state ; — = neither state (homology absent) ; ? = character indistinct.

SPECIES

		ORN	GRA	CAR	VOH	PLA pla	PLA ang	LFL	PER	BOI	ANT	UMB	LFO	TUB
C	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0/1	0	0	0	1
H	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	—
A	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
R	4	0/1 *	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
A	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
C	6	0	0	0/1	0	1	0/1	0/1	0	0	0	0	0	0
T	7	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E	8	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
R	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
	10	0/1 **	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
N	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
U	12	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
M	13	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
B	14	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
E	15	0	0	0	0	1	0	0	1?	0	0	0	0	0
R	16	0	0/1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
	17	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
	18	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	—
	19	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	20	0/1 *	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	21	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	?	1	1
	22	0	0	0/1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1
	23	—	—	0	0	0	0	0	0	0	—	—	1	1
	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	25	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	26	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0/1	0
	27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	28	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	30	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	31	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	?	0	1
	32	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	?	0	1
	33	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	34	0	1	0	?	1	1	1	1	1	0	0	0	1
	35	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	36	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	?	1	1
	37	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	?	0	1
	38	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	39	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	?	0	1

* *Ornichia trinervis* has distinct petioles and long corolla tube.

** Usually the calyx is devoid of papillae but in some specimens the calyx is sparsely furnished with longer papillae/hairs.

NODE G, H : The third group comprising *T. boivinii, T. antaisaka, T. umbellatus, T. longifolius* and *T. tubiflorus* is characterized by a transformation of the inflorescence, first at node G with ch. 8 (shortened internodes in the inflorescence) and also at node H by ch. 9 (inflorescence umbel-shaped). This transformation of cymes is also observed in the Malagasy and Socotrian species of *Exacum* but not within their Asian population (KLACKENBERG, 1985). Though this character is supposed to have arisen several times within *Exacum* the most parsimonious solution in *Tachiadenus* is to propose one single transformation in that direction.

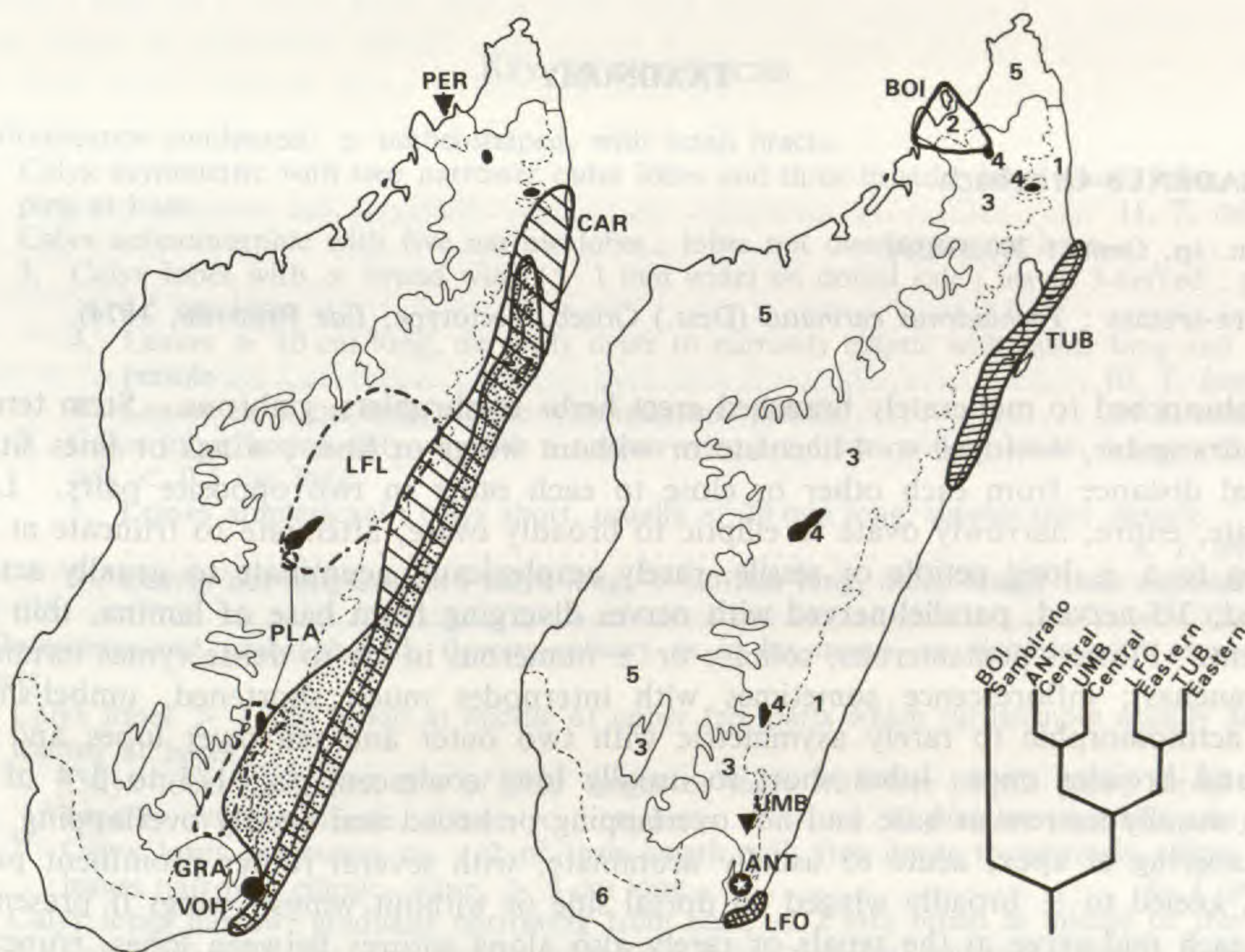
NODE I : The species pairs *T. antaisaka* and *T. umbellatus*, and *T. longifolius* and *T. tubiflorus* are well corroborated. The two local endemics *T. antaisaka* and *T. umbellatus* are united by two reversals, in ch. 22 (coronula present), found also only in the distantly related *T. gracilis*, and ch. 34 (septa entirely coriaceous) found also in *T. gracilis* and *T. carinatus*.

NODE J : *T. longifolius* and *T. tubiflorus* form a well corroborated group united by four unique characters, viz. ch. 4 (long petiole), ch. 21 (lower part of corolla hardening in fruit), ch. 23 (coronula ring-formed) and ch. 36 (large seeds). The reversal of ch. 26 (long anthers) in *T. tubiflorus* might also be placed at node J as short anthers sometimes occur in *T. longifolius* as well. It is interesting to note the many autapomorphies attributed to *T. tubiflorus*. According to the characters observed, *T. tubiflorus* has undergone 24 evolutionary steps, compared to the single (doubtful) one for *T. gracilis*.

PHYTOGEOGRAPHY (Pl. 3)

Tachiadenus is endemic to Madagascar where it is distributed along the eastern coast and the central mountain chain from sea-level up to almost 2000 m. It is also found in the northern part of the west coast in the island of Nossi Be and the adjoining part of the main island. This corresponds with the East Malagasy Region of WHITE (1983) based on HUMBERT (1955). The species are usually restricted to only one each of the phytogeographical Domains presented in WHITE (1983). They are absent from the Domain of the High Mountains, but present in the other three. *T. longifolius* and *T. tubiflorus* are found in the southern and northern parts of the Eastern Domain, respectively. *T. pervillei* is restricted to the island of Nossi Be in the Sambirano Domain and *T. longiflorus, T. platypterus, T. antaisaka, T. umbellatus* and *T. vohimavensis* are all found only in the elevated Central Domain. *T. boivinii* is mainly found in the Sambirano Domain but also in the adjoining part of the more elevated Central Domain in Tsaratanana. Finally, the two widely spread and sympatric *T. gracilis* and *T. carinatus* are distributed in almost the whole of the Eastern Domain, but reach also the more elevated (> 800 m altitude) contiguous parts of the Central Domain.

A brief comment on the cladogram (Pl. 2 and 3) with reference to vicariance biogeography may be of interest. The north-south vicariance along the shore within the Eastern Domain between *T. longifolius* and *T. tubiflorus* is distinct and well corroborated. The likewise north-south vicariance in the southern mountain chain between *T. antaisaka* and *T.*



Pl. 3. — **Phytogeography** : The generalized distribution of the species of *Tachiadenus* compared with the phytogeographical regions of HUMBERT (1955), recently also presented by WHITE (1983). The regions are : East Malagasy Region : 1, Eastern Domain ; 2, Sambirano Domain ; 3, Central Domain ; 4, Domain of the high Mountains. West Malagasy Region : 5, Western Domain ; 6, Southern Domain. The species are abbreviated with the three first letters of their epithets except for LFL = *T. longiflorus* and LFO = *T. longifolius*. For the five species presented at the right-hand map, a cladogram showing the vicariance between the domains based on *Tachiadenus* is given.

umbellatus (Central Domain) is also obvious. It is further interesting to note that these two species pairs, belonging to the Eastern and Central Domains, respectively, vicariate between themselves. Furthermore, together they vicariate with the north-eastern *T. boivinii* mainly from the Sambirano Domain. Thus, according to this only cladogram and therefore of course highly uncertain, Eastern and Central Domains should be more closely related to each other than any of them is to the Sambirano Domain. The group united at node D is too uncertain to render any comments. It may also be noted that the most primitive species, *T. gracilis*, is also the most widespread one.

TAXONOMY

TACHIADENUS Grisebach

Gen. sp. Gent. : 200 (1839).

TYPE-SPECIES : *Tachiadenus carinatus* (Desr.) Griseb. (lectotype, *fide* PFEIFFER, 1874).

Unbranched to moderately branched erect herbs to shrublets, glabrous. Stem terete to subquadrangular, 4-winged to 4-lineolate or without wings or lines ; wings or lines situated at equal distance from each other or close to each other in two opposite pairs. Leaves decussate, entire, narrowly ovate to elliptic to broadly ovate, attenuate to truncate at base, tapering to a ± long petiole or sessile, rarely amplexicaul, acuminate to usually acute to rounded, 3-5-nerved, parallel-nerved with nerves diverging from base of lamina, thin to ± succulent. Flowers pentamerous, solitary or ± numerous in lax to dense cymes terminal at the branches ; inflorescence sometimes with internodes much shortened, umbel-shaped. Calyx actinomorphic to rarely asymmetric with two outer and narrower lobes and three inner and broader ones ; lobes short to usually long coalescent, ca. 1/5 to 3/4 of their lenght, usually narrow at base and not overlapping or broad and clearly overlapping, gradually tapering at apex, acute to usually acuminate, with several rather prominent parallel nerves, keeled to ± broadly winged on dorsal side or without wings ; wings if present one along each mid-nerve at the sepals or rarely also along sutures between lobes, truncate to usually tapering at base, somewhat abruptly to usually gradually tapering at apex, sometimes accrescent (?) in fruit, without prominent veins. Corolla actinomorphic, contorted in aestivation with petals basally connate forming a long to very long tube, usually large, eventually decidious after anthesis, rarely widening and hardening at lower part of tube at late anthesis, with or without a coronula of small knobs above anthers or as a ring-formed callus at mouth of tube, white or blue to violet ; lobes spreading (?), elliptic to broadly ovate to almost rounded, obtuse to acuminate. Stamens inserted in tube at a distance below the sinuses ; filaments very short, much shorter than anthers, free ; anthers not exserted and ± cohering to each other in a ring, ± rectangular to somewhat conical, deeply cleft at base, usually with a thin appendix at apex but rarely with larger and large-celled appendices at apex and at thecae bases, straight, dehiscing by slits to base. Pollen grains isopolar, radially symmetrical, 3-colporate, spheroidal to prolate, medium-sized with polar axis 27-45 μm and equatorial diameter 22-25 μm ; exine ± smooth with slits or conical depressions, with perforations. Ovary pseudo-bilocular due to parietal placentas protruding to centre ; ovules many. Style filiform, long, straight. Stigma entire to faintly bilobed. Fruit a capsule, narrowly ovoid to narrowly ellipsoid, gradually attenuate at apex, coriaceous and septicidally 2-valved ; protruding mid-walls usually entirely coriaceous to sometimes partially membranaceous. Seeds numerous, minute, angular to rarely rounded ; testa cells with star-shaped walls.

Genus of 11 species endemic to Madagascar found in the whole of the eastern region.

Key to the species

1. Inflorescence condensed, ± umbel-shaped, with small bracts.
2. Calyx asymmetric with two narrower outer lobes and three broader inner ones ; lobes overlapping at base .... 11. *T. tubiflorus*
2′. Calyx actinomorphic with five narrow lobes ; lobes not overlapping at base.
3. Calyx lobes with ± broad wing (> 1 mm wide) on dorsal side ; leaves 3-nerved ; pedicels > 0.5 cm long.
4. Leaves > 10 cm long, narrowly ovate to narrowly elliptic with rather long and distinct petiole .... 10. *T. longifolius*
4′. Leaves ca. 5 cm long, elliptic with indistinct petiole.............. 9. *T. umbellatus*
3′. Calyx lobes keeled only, or with a narrow wing (< 1 mm wide) ; leaves 3-5-nerved ; pedicels < 0.5 cm long.
5. Leaves amplexicaul ; calyx short, usually < 20 mm long, shorter than capsule........ .... 8. *T. antaisaka*
5′. Leaves not amplexicaul ; calyx long, > 20 mm long, much longer than capsule....... .... 7. *T. boivinii*
1′. Inflorescence not umbel-shaped, flowers solitary or in lax mono- or dichasia with normal-sized bracts.
6. Calyx lobes > 2 mm broad at middle of upper free parts which furthermore usually are contracted at bases.
7. Calyx lobes coalescent 2/3 of their length or more with free elliptic part ; leaves usually broadly ovate to elliptic, obtuse, < 5 cm long...... 4. *T. platypterus* subsp. *platypterus*
7′. Calyx lobes coalescent ca. 1/2 of their length with free linear to narrowly elliptic part ; leaves narrowly elliptic, acute, > 5 cm long.............................. 6. *T. pervillei*
6′. Calyx lobes narrow, gradually narrowing from base, < 2 mm broad at middle of free parts.
8. Calyx wings lacking and corolla tubes very long (> 6 cm) and more than 3 times calyx length.. 7. *T. boivinii*
8′. Calyx wings present or absent ; if absent then corolla tube short (< 6 cm ; < 3 times calyx length).
9. Leaves semiamplexicaul, sessile with leaf bases of opposite leaves almost adjoining and decurrent near each other between leaves.
10. Calyx with additional wings along sutures between sepals, i.e. calyx 10-winged. .... 5. *T. longiflorus*
10′. Calyx keeled or winged along mid-nerve of lobes only, i.e. 5-winged............. .... 4. *T. platypterus* subsp. *angustialatus*
9′. Leaves not semiamplexicaul nor amplexicaul, usually ± petiolate with leaf bases decurrent at equal distance from each other or in two opposite pairs decurrent below respective leaves.
11. Calyx keeled only or with narrow wing usually < 1 mm wide ; corolla tube at most ca. twice as long as calyx.............................. 1. *T. gracilis*
11′. Calyx distinctly winged ; corolla tube more than twice as long as calyx.
12. Leaves narrowly ovate, acuminate ; corolla white...... 3. *T. vohimavensis*
12′. Leaves usually ± elliptic, acute to obtuse ; corolla blue to violet......... .... 2. *T. carinatus*

1. **Tachiadenus gracilis** Griseb. — Pl. 4 ; 15, *A* (map)

In DC., Prodr. 9 : 82 (1845).

Lectotype (here selected) : *Bojer s.n.*, Hab. in pratis humidis ad margines sylvarum ins. Madagascar, 1830 (W).

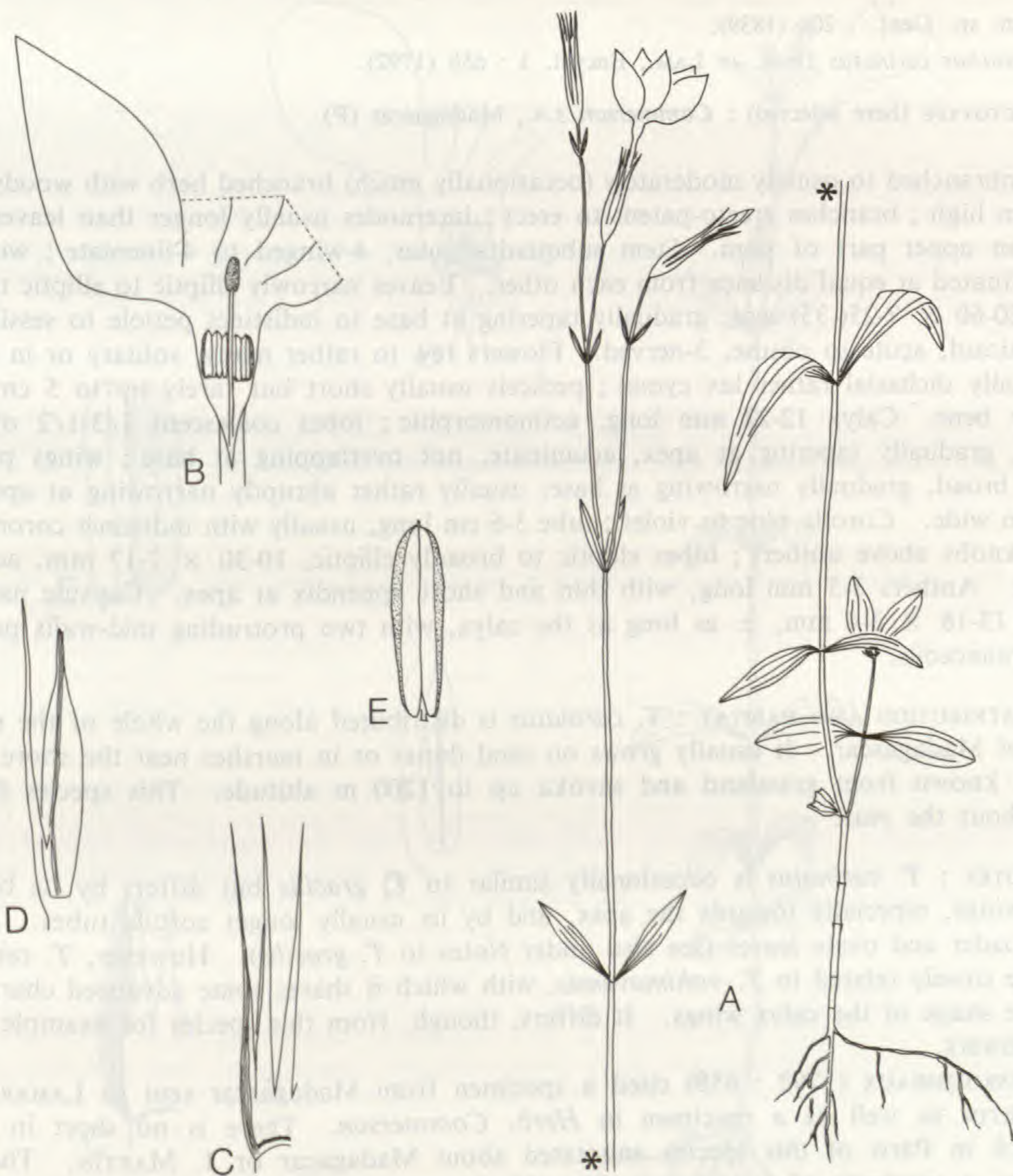
Unbranched to moderately branched herb with woody base, 0.2-1.1 m high ; branches ± erect ; internodes usually longer to much longer than leaves, especially at upper part of stem. Stem subquadrangular, 4-lineolate ; lines situated at equal distance from each other. Leaves very narrowly elliptic to narrowly ovate, 25-70 × 3-15 mm, gradually tapering at base to indistinct petiole to subsessile, not amplexicaul, acute to acuminate, 3-nerved. Flowers rather few, solitary or in mono- or usually dichasial lax cymes ; pedicels long, usually between 2-7 cm, usually slightly bent just below flower. Calyx 15-35 mm long, actinomorphic ; lobes coalescent ca. 1/5 of their length or less, subulate, not overlapping at base ; wings usually absent but sometimes with keel or narrow wing < 1(-2) mm wide. Corolla blue to violet ; tube 20-35(-45) mm long, without coronula ; lobes ovate to elliptic, 15-25 × 7-15 mm, acute. Anthers 2.5-4 mm long, with thin and short appendix at apex. Capsule narrowly ovoid to narrowly ellipsoid, 12-18 × 2-4 mm, shorter than calyx, with the two protruding mid-walls entirely coriaceous.

DISTRIBUTION AND HABITAT : *T. gracilis* is distributed along the eastern coast of Madagascar usually not far from the shore. It is found from sea level up to 1300 m altitude in forest or grassland on sand or in marshes. Flowering specimens seen from March to December.

NOTES : This species is characterized by its narrow leaves and usually sparsely branched habit, as well as the short corolla tubes (ca. twice the calyx length). There are a few specimens, however, which have slightly longer tubes (three specimens from the southern locality Fort-Dauphin area and one from unknown locality). These specimens have also other traits of *T. carinatus*, e.g. shorter pedicels, narrowly winged calyx and calyx lobes coalescent slightly longer than is usual. The calyx wings, however, are always gradually tapering towards the apex. In the north, *T. gracilis* has broader leaves and is less " gracile ", becoming somewhat similar in habit to *T. carinatus*.

SPECIMENS EXAMINED. — TAMATAVE : Ambila (— Lemaitso), 1951, *Benoist 809* (P) ; Sainte-Marie, 1850, *Boivin s.n.* (P) ; Ilaka, 1962, *Bosser 17001* (MO, P) ; Tamatave, 1954, *Bosser & Descoings 185* (MO) ; Pointe à Larrée, *Catat 2528* (P) ; Env. de Maroantsetra, 1912, *Perrier 9039* (P, S) ; Sainte-Marie et Angontsi, *Richard 15* (P). — TULEAR : Manantenina, 1925, *Decary 3867* (P) ; Fort-Dauphin, 1932, *Decary 10015* (P) ; Just east of Mandrondromotra, about 20 km north of Fort-Dauphin, 30 m, 1970, *Fosberg 52572* (MO) ; Env. de Fort-Dauphin près de Nahampohana (Nampoana), 1-25 m, *Humbert 5755* (P) ; Env. de Fort-Dauphin, forêt de Mandena, 1960, *Keraudren 1049* (P) ; Env. de Fort-Dauphin, 1970, *Keraudren-Aymonin & Aymonin 24980, 25021* (P) ; Env. de Fort-Dauphin, 1897, *Paroisse 49* (P) ; Distr. de Fort-Dauphin, Mandronodromotra, 1959, *Peltier 1507* (P). — FIANARANTSOA : Env. d'Ivohibe, ca. 1200 m, 1924, *Armand 12* (P) ; Forêt à l'ouest de Vondrozo, 1963, *Bosser 18632* (P, S) ; Prov. de Farafangana, Midongy du Sud, 1926, *Decary 5012* (K, P) ; Forêt à l'est d'Ivohibe, ca. 1000 m, 1924, *Humbert 3173* (K, P, S) ; Haute vallée de l'Iatara, bassin du Manampatra, 500-800 m, *Humbert 3406* (P) ; Entre le col du Kalambatitra et la vallée de la Manambolo, affluent de l'Ianaivo (Ionaivo), 1300 m, 1933, *Humbert 12098* (P, S) ; Distr. Ivohibe, Cant. Ivongo, 1961, *Razafindrakoto 11580 RN* (P) ; Farafangana, *Inst. Malg. de Recherche appl. 2095* (P).

INEXACT OR UNIDENTIFIED LOCALITIES : North Madagascar, *Baron 6093* (BM, K, P) ; Madagascar, *Bernard 1903* (P) ; Madagascar, *Bojer s.n.* (P) ; Prov. de Mananjary, 1909, *Geay 7203* (P) ; Madagascar, 1881, *Lantz 20* (P) ; Entre le Matitana(na) et le Mananjary, 1911, *Perrier 9071* (P) ; Bassin du Manampatra(na), haute vallée du T(S)ankara, 700 m, 1919, *Perrier 12597* (P) ; Madagascar, *Richard 98* (P) ; Près de la forêt de Marovetsetra, Ivohibe-Bara, 1924, *Herb. d'Alleizette 12* (P) ; Mauritius or Madagascar, *Herb. Brown & Hooker s.n.* (K) ; s. loc., *Herb. du Petit-Thouars* (P).



Pl. 4. — **Tachiadenus gracilis** : **A**, habit × 0.5 ; **B**, dissected upper part of flower × 1.5 ; **C**, part of calyx × 1.5 ; **D**, flower in fruit with corolla and most of calyx removed × 1.5 ; **E**, anther × 6. (A, *Humbert 12098*, S ; B, C, E, *Perrier de la Bâthie 12597*, P ; D, *Bosser 18632*, S).

2. **Tachiadenus carinatus** (Desr.) Griseb. — Pl. 5 ; 15, *B* (map).

Gen. sp. Gent. : 200 (1839).

— *Lisianthus carinatus* DESR. *in* LAM., Encycl. 3 : 658 (1792).

LECTOTYPE (here selected) : *Commerson s.n.*, Madagascar (P).

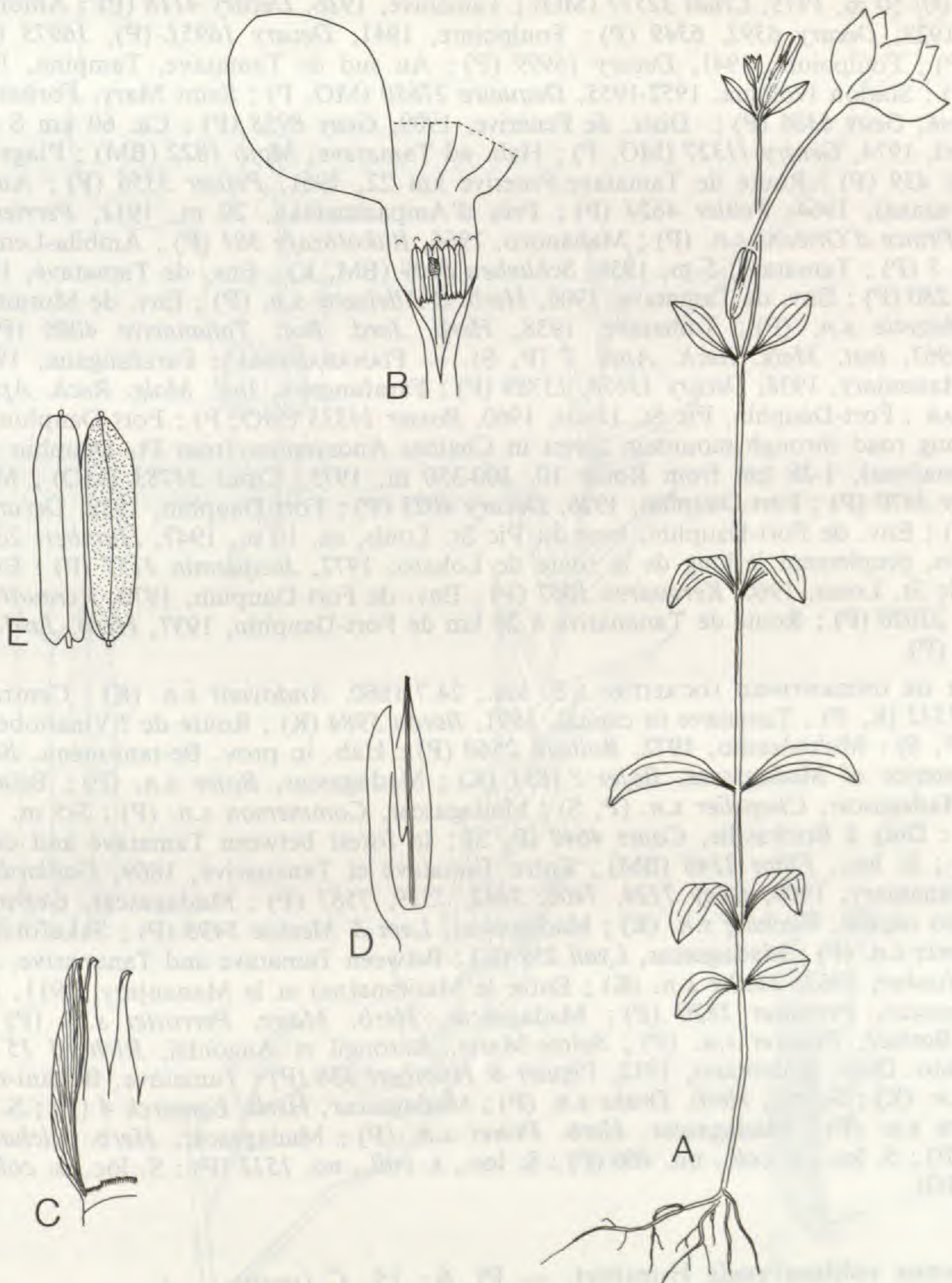
Unbranched to usually moderately (occasionally much) branched herb with woody base, 0.1-1 m high ; branches erecto-patent to erect ; internodes usually longer than leaves especially in upper part of stem. Stem subquadrangular, 4-winged to 4-lineolate ; wings or lines situated at equal distance from each other. Leaves narrowly elliptic to elliptic to obovate, 20-60 × 7-25(-35) mm, gradually tapering at base to indistinct petiole to sessile, not amplexicaul, acute to obtuse, 3-nerved. Flowers few to rather many, solitary or in mono- or usually dichasial rather lax cymes ; pedicels usually short but rarely up to 5 cm long, usually bent. Calyx 12-22 mm long, actinomorphic ; lobes coalescent 1/3-1/2 of their length, gradually tapering at apex, acuminate, not overlapping at base ; wings present, rather broad, gradually narrowing at base, usually rather abruptly narrowing at apex, ca. 1-3 mm wide. Corolla blue to violet ; tube 3-6 cm long, usually with indistinct coronula of small knobs above anthers ; lobes elliptic to broadly elliptic, 10-30 × 7-17 mm, acute to obtuse. Anthers 3-5 mm long, with thin and short appendix at apex. Capsule narrowly ovate, 13-18 × 3-4 mm, ± as long as the calyx, with two protruding mid-walls partially membranaceous.

DISTRIBUTION AND HABITAT : *T. carinatus* is distributed along the whole of the eastern coast of Madagascar. It usually grows on sand dunes or in marshes near the shore but it is also known from grassland and savoka up to 1200 m altitude. This species flowers throughout the year.

NOTES : *T. carinatus* is occasionally similar to *T. gracilis* but differs by its broader calyx wings, especially towards the apex, and by its usually longer corolla tubes. It also has broader and ovate leaves (see also under Notes to *T. gracilis*). However, *T. carinatus* is more closely related to *T. vohimavensis*, with which it shares some advanced characters, e.g. the shape of the calyx wings. It differs, though, from this species for example by its blue flowers.

DESROUSSEAUX (1792 : 659) cited a specimen from Madagascar sent to LAMARCK by J. MARTIN as well as a specimen in *Herb. Commerson*. There is no sheet in *Herb. Lamarck* in Paris of this species annotated about Madagacar or J. MARTIN. There is, however, a specimen of COMMERSON from Madagascar in the general herbarium, which I have chosen as lectotype.

SPECIMENS EXAMINED. — DIEGO-SUAREZ : Madagascar, Nosy Ngontsy (Angontsi), 1847-1852, *Boivin s.n.* (P) ; Distr. Andapa, Cant. Doany, 1956, *Christophe 8287 RN* (P) ; Env. de Sambava, massif d'Ambatobiribiry, 50-345 m, 1950, *Humbert & Capuron 24447* (P, S) ; P.K. 15, route Sambava-Vohemar, 1967, *Morat 2806* (P). — TAMATAVE : Tamatave, 29.7.1912, *Afzelius s.n.* (K, S) ; R.N. 5, ca. 5 km S of Foulpointe, 1984, *Barnett & Dorr 252* (MO) ; Env. d'Ambila (— Lemaitso), 1951, *Benoist 775* (P) ; Entre Brickaville et Ambila, 1966, *Boiteau 477* (P, S) ; Sainte-Marie, 1849, *Boivin 1792* (P) ; Foulpoint, *Bojer s.n.* (P) ; Along Route 2 from 45 km S of Tamatave to Tamatave, < 50 m,



Pl. 5. — **Tachiadenus carinatus** : **A**, habit × 0.5 ; **B**, dissected upper part of flower × 1.5 ; **C**, part of calyx × 1.5 ; **D**, flower in fruit with corolla and most of calyx removed × 1.5 ; **E**, anther × 6. (A, *Humbert 20396*, S ; B, C, E, *Humbert & Capuron 24447*, S ; D, *Chapelier s.n.*, S).

1975, *Croat 32441* (MO) ; Along Route 5 between Tamatave and Fenerive at PK 45, sea level, 1975, *Croat 32480* (MO) ; *id.*, PK 61 near S edge of Onibe River, > 50 m, 1975, *Croat 32522* (MO) ; *id.*, PK 80-PK 100, 50 m, 1975, *Croat 32577* (MO) ; Tamatave, 1926, *Decary 4118* (P) ; Ambila au sud de Tamatave, 1928, *Decary 6392, 6349* (P) ; Foulpointe, 1941, *Decary 16951* (P), *16973* (BM, P, S), *17008* (K, P) ; Foulpointe, 1941, *Decary 16999* (P) ; Au sud de Tamatave, Tampina, 1942, *Decary 17709* (K, P) ; Station Ivoloina, 1952-1955, *Dequaire 27630* (MO, P) ; Saint Mary, *Forbes s.n.* (K) ; S de Soanierana, *Geay 6386* (P) ; Distr. de Fenerive, 1909, *Geay 8958* (P) ; Ca. 60 km S of Fenerive, near sea level, 1974, *Gentry 11327* (MO, P) ; Hab. ad Tamatave, *Majo 1822* (BM) ; Plage Foulpointe, 1964, *Morat 439* (P) ; Route de Tamatave-Fenerive km 22, 1961, *Peltier 3356* (P) ; Antetezambaro (-Marotandrazana), 1964, *Peltier 4624* (P) ; Près d'Ampasimeloka, 20 m, 1911, *Perrier 7478* (P) ; Mahambo, *Prince d'Orléans s.n.* (P) ; Mahanoro, 1966, *Rakotozafy 581* (P) ; Ambila-Lemaitso, 1967, *Rosemolson 7* (P) ; Tamatave, 5 m, 1959, *Schlieben 8009* (BM, K) ; Env. de Tamatave, 1912, *Viguier & Humbert 280* (P) ; Env. de Tamatave, 1906, *Herb. d'Alleizette s.n.* (P) ; Env. de Moramanga, 1906, *Herb. d'Alleizette s.n.* (P) ; Tamatave, 1938, *Herb. Jard. Bot. Tananarive 4086* (P) ; Ambila-Lemaitso, 1967, *Inst. Malg. Rech. Appl. 7* (P, S). — FIANARANTSOA : Farafangana, 1970, *Boiteau 2094* (P) ; Mananjary, 1938, *Decary 13676, 13789* (P) ; Farafangana, *Inst. Malg. Rech. Appl. 2094* (P, S). — TULEAR : Fort-Dauphin, Pic St. Louis, 1960, *Bosser 14333* (MO, P) ; Fort-Dauphin, *Cloisel 64, 88* (P) ; Along road through mountain forest in Chaines Anosyennes from Ft. Dauphin to Ranomafana (Ranamafona), 1-28 km from Route 10, 100-350 m, 1975, *Croat 31783* (MO) ; Manantenina, 1925, *Decary 3870* (P) ; Fort-Dauphin, 1926, *Decary 4025* (P) ; Fort-Dauphin, 1932, *Decary 9788* (P) ; *id., 9844* (P) ; Env. de Fort-Dauphin, base du Pic St. Louis, ca. 10 m, 1947, *Humbert 20396* (P, S) ; Fort-Dauphin, peuplement le long de la route de Lokaro, 1972, *Jacquemin 1157* (P) ; Env. de Fort-Dauphin, Pic St. Louis, 1960, *Keraudren 1067* (P) ; Env. de Fort-Dauphin, 1970, *Keraudren-Aymonin & Aymonin 25020* (P) ; Route de Tananarive à 20 km de Fort-Dauphin, 1937, *Herb. Jard. Bot. Tananarive 2634* (P).

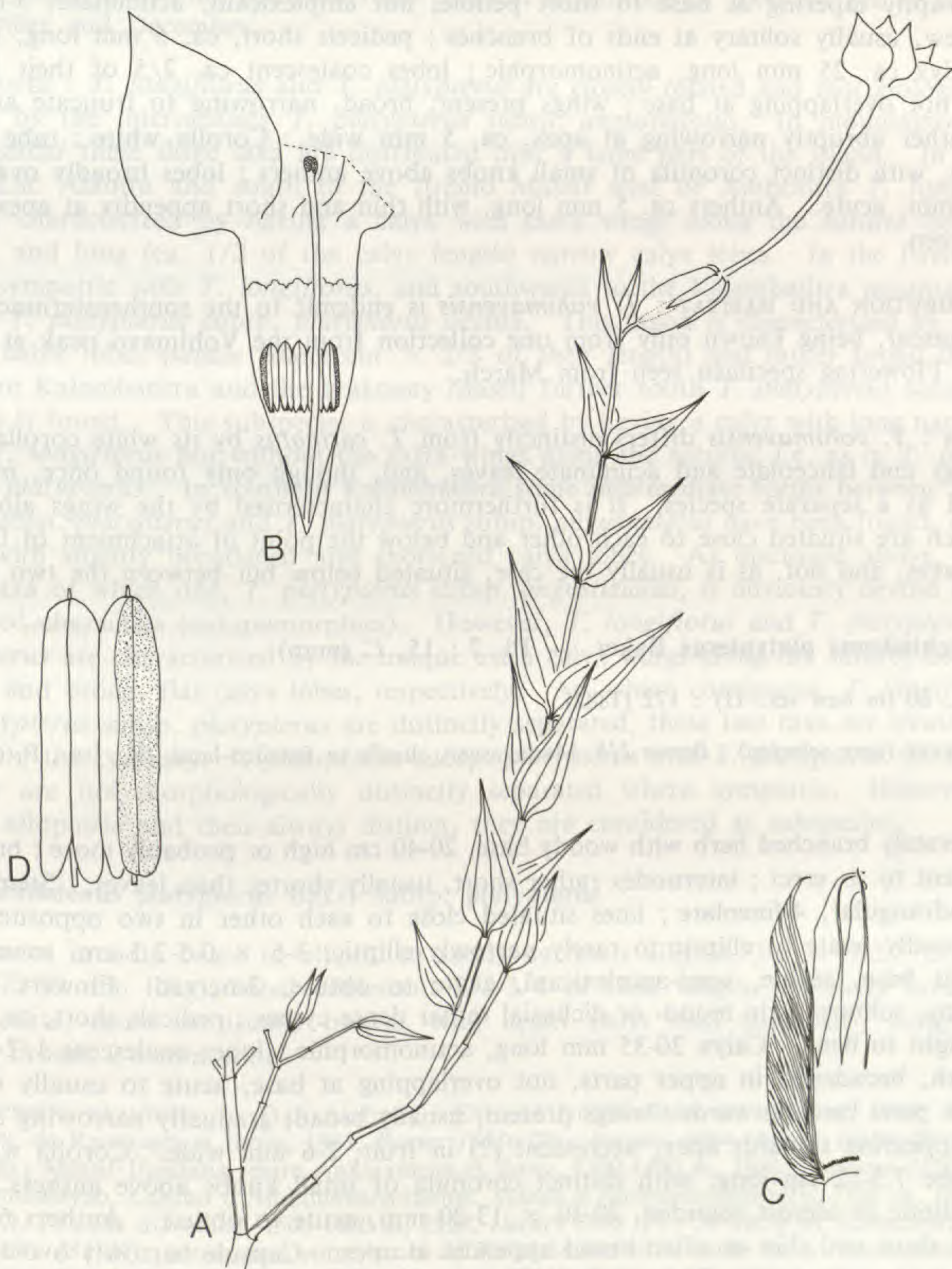
INEXACT OR UNIDENTIFIED LOCALITIES : S. loc., 24.7.1860, *Andovant s.n.* (K) ; Central Madagascar, *Baron 1512* (K, P) ; Tamatave to capital, 1891, *Baron 5984* (K) ; Route de ? Vinanobe, 1972, *Boiteau 2516* (P, S) ; Mohialamho, 1972, *Boiteau 2560* (P) ; Hab. in prov. Be-tani-mena, *Bojer (Boyer) s.n.* (K) ; Interior of Madagascar, *Bojer ? 1857* (K) ; Madagascar, *Bojer s.n.* (P) ; Belavena, *Catat 4328* (P) ; Madagascar, *Chapelier s.n.* (P, S) ; Madagascar, *Commerson s.n.* (P) ; 3-5 m, 1946, *Cours 2935* (P, S) ; Didy à Brickaville, *Cours 4648* (P, S) ; In forest between Tamatave and capital, *Elliot 1782* (K, P) ; S. loc., *Elliot 2146* (BM) ; Entre Tamatave et Tananarive, 1869, *Gaillardot 115* (P) ; Prov. de Mananjary, 1909, *Geay 7124, 7406, 7442, 7519, 7587* (P) ; Madagascar, *Gerrard 128, s.n.* (K) ; Coast to capital, *Kitching s.n.* (K) ; Madagascar, *Lam & Meeuse 5498* (P) ; Sakafotsy, 1000-1200 m, 1881, *Lantz s.n.* (P) ; Madagascar, *Lyall 259* (K) ; Between Tamatave and Tananarive, *Herb. Commerson & Hooker*, 1862, *Meller s.n.* (K) ; Entre le Matitana(na) et le Mananjary, 1911, *Perrier 9071* (P) ; Madagascar, *Perrottet 1820* (P) ; Madagascar, *Herb. Maire, Perrottet s.n.* (P) ; Madagascar, *Herb. Barbier, Pourret s.n.* (P) ; Sainte-Marie, Antongil et Angontsi, *Richard 15* (P) ; Prov. d'Andovoranto, Distr. Anivorano, 1912, *Viguier & Humbert 458* (P) ; Tamatave, Be-tani-mena, *Herb. Blackburn s.n.* (K) ; S. loc., *Herb. Drake s.n.* (P) ; Madagascar, *Herb. Lamarck 4* (P) ; S. loc., *Herb. Petit-Thouars s.n.* (P) ; Madagascar, *Herb. Poiret s.n.* (P) ; Madagascar, *Herb. Richard & Herb. Drake s.n.* (P) ; S. loc., *s. coll.*, no. *400* (P) ; S. loc., *s. coll.*, no. *1512* (P) ; S. loc., *s. coll. (? Cours)*, no. *2935* (MO).

3. **Tachiadenus vohimavensis** Humbert. — Pl. 6 ; 15, *C* (map).

Adansonia, ser. 2, 3 (3) : 349 (1963).

TYPE : *Humbert 20719*, Tulear, Bassin de la Manampanihy, mont Vohimavo au nord d'Ampasimena, alt. 830 m, March 1947 (holo-, P) ; only known material.

Moderately branched shrublet, ca. 0.5 m high ; branches ± erect ; internodes varying in length but usually shorter than leaves. Stem subquadrangular, 4-winged ; wings situated



Pl. 6. — **Tachiadenus vohimavensis** : **A**, habit × 0.5 ; **B**, dissected upper part of flower × 1.5 ; **C**, part of calyx × 1.5 ; **D**, anther × 6. (A-D, *Humbert 20719*, P).

close to each other in two opposite pairs. Leaves narrowly ovate, 35-50 × 10-13 mm, rather abruptly tapering at base to short petiole, not amplexicaul, acuminate, 3-nerved. Flowers few, usually solitary at ends of branches ; pedicels short, ca. 5 mm long, usually bent. Calyx ca. 25 mm long, actinomorphic ; lobes coalescent ca. 2/5 of their length, subulate, not overlapping at base ; wings present, broad, narrowing to truncate at base, usually rather abruptly narrowing at apex, ca. 5 mm wide. Corolla white ; tube ca. 6-8 cm long, with distinct coronula of small knobs above anthers ; lobes broadly ovate, ca. 19 × 13 mm, acute. Anthers ca. 5 mm long, with thin and short appendix at apex. Capsule not seen.

Distribution and habitat : *T. vohimavensis* is endemic to the southeasternmost part of Madagascar, being known only from one collection from the Vohimavo peak at 308 m altitude. Flowering specimen seen from March.

Notes : *T. vohimavensis* differs distinctly from *T. carinatus* by its white corolla, wide calyx wings and lanceolate and acuminate leaves, and, though only found once, must be recognized as a separate species. It is furthermore characterised by the wings along the stem, which are situated close to each other and below the point of attachment of the respective leaves, and not, as is usually the case, situated below but between the two leaves.

4. **Tachiadenus platypterus** Baker. — Pl. 7 ; 15, *C* (map).

J. Bot. 20 (in new ser. 11) : 172 (1882).

Lectotype (here selected) : *Baron 218*, Madagascar, chiefly in Betsileo-land, (K ; iso-, P, one leaf only).

Moderately branched herb with woody base, 20-40 cm high or probably more ; branches erecto-patent to ± erect ; internodes rather short, usually shorter than leaves. Stem terete to subquadrangular, 4-lineolate ; lines situated close to each other in two opposite pairs. Leaves broadly ovate to elliptic to rarely narrowly elliptic, 3-6 × 0.5-2.5 cm, rounded to truncate at base, sessile, semi-amplexicaul, acute to obtuse, 3-nerved. Flowers usually rather many, solitary or in mono- or dichasial rather dense cymes ; pedicels short, ca. 5 mm long, straight to bent. Calyx 20-35 mm long, actinomorphic ; lobes coalescent 1/2-3/4 of their length, broadened in upper parts, not overlapping at base, acute to usually obtuse, with upper parts bent outwards ; wings present, usually broad, gradually narrowing at both ends, disappearing towards apex, accrescent (?) in fruit, 2-6 mm wide. Corolla white or violet ; tube 7.5-12 cm long, with distinct coronula of small knobs above anthers ; lobes broadly elliptic to almost rounded, 20-30 × 13-20 mm, acute to obtuse. Anthers 6-8 mm long, with short and thin or often broad appendix at apex. Capsule narrowly ovoid, gradually attenuate at apex, ca. 20 × 5 mm, slightly shorter than calyx, with two protruding mid-walls entirely coriaceous.

Distribution and habitat : *T. platypterus* occurs in the southern half of the mountains of central Madagascar. It has been collected in forest, savoka, savannahs and scrubland as well as in grassland and marshes, between 700 and 1850 m. Flowering specimens

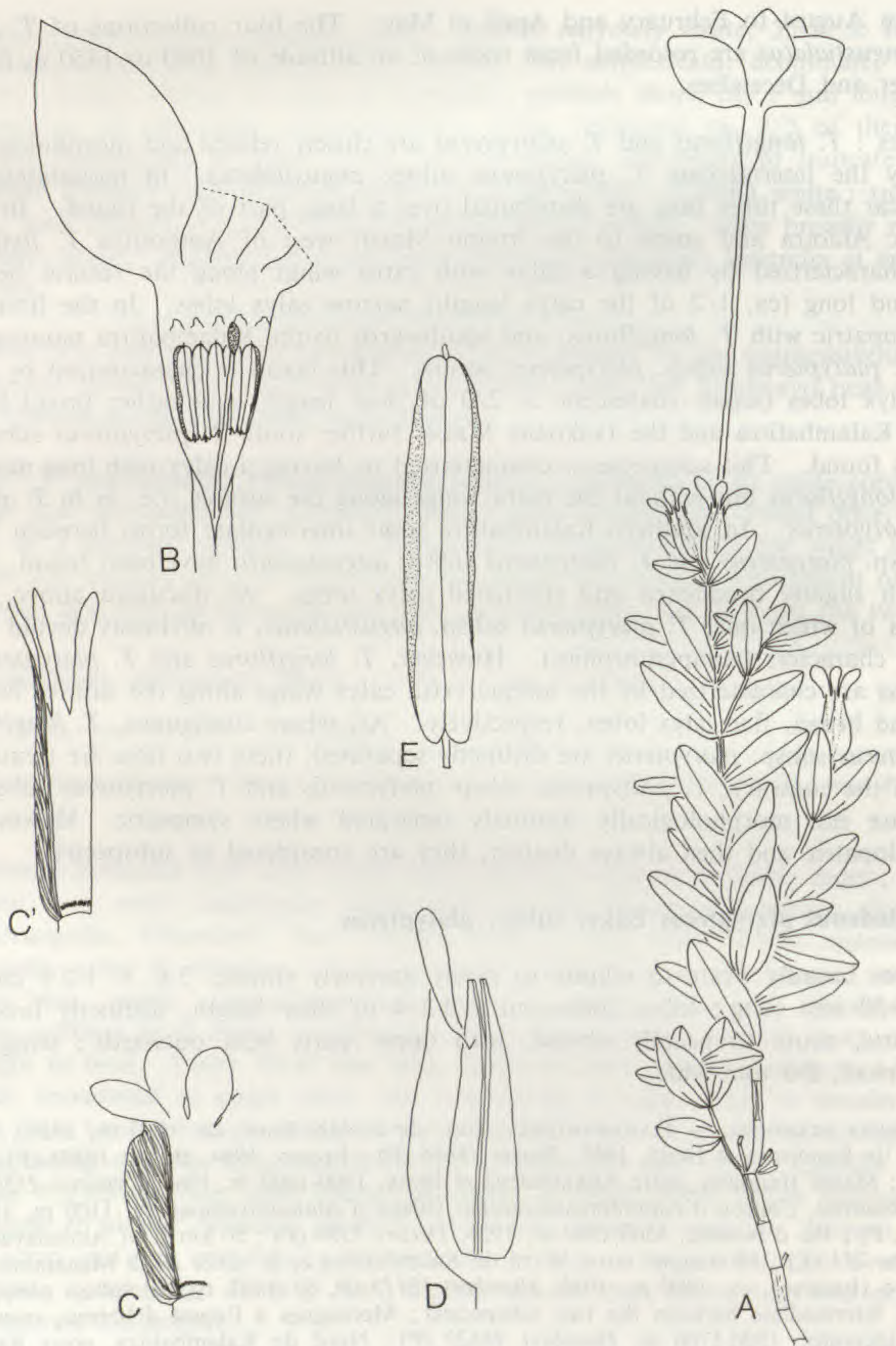
seen from August to February and April to May. The four collections of *T. platypterus* subsp. *angustialatus* are recorded from rocks at an altitude of 1000 to 1850 m flowering in November and December.

NOTES : *T. longiflorus* and *T. platypterus* are closely related and morphologically connected by the intermediate *T. platypterus* subsp. *angustialatus*. In mountainous central Madagascar these three taxa are distributed over a large part of the island. In the north from Lac Alaotra and south to the Itremo Massif west of Ambositra *T. longiflorus* is found, characterized by having a calyx with extra wings along the sutures between the sepals, and long (ca. 1/2 of the calyx length) narrow calyx lobes. In the Itremo mountains, sympatric with *T. longiflorus*, and southwards to the Kalambatitra mountains in the south, *T. platypterus* subsp. *platypterus* occurs. This taxon is characterized by short and broad calyx lobes (sepals coalescent > 2/3 of their length) and rather broad leaves. In southern Kalambatitra and the Ivakoany Massif further south *T. platypterus* subsp. *angustialatus* is found. This subspecies is characterized by having a calyx with long narrow lobes as in *T. longiflorus* but without the extra wings along the sutures, i.e. as in *T. platypterus* subsp. *platypterus*. In southern Kalambatitra some intermediate forms between *T. platypterus* subsp. *platypterus* and *T. platypterus* subsp. *angustialatus* have been found, e.g. specimens with slightly broadened and shortened calyx lobes. As discussed above, there are three taxa of which one, *T. platypterus* subsp. *angustialatus*, is obviously devoid of unique advanced characters (autapomorphies). However, *T. longiflorus* and *T. platypterus* subsp. *platypterus* are characterized by the unique extra calyx wings along the sutures between the sepals, and broad, flat calyx lobes, respectively. As, where contiguous, *T. longiflorus* and *T. platypterus* subsp. *platypterus* are distinctly separated, these two taxa are treated as species. On the contrary, *T. platypterus* subsp. *platypterus* and *T. platypterus* subsp. *angustialatus* are not morphologically distinctly separated where sympatric. However, being mostly allopatric and then always distinct, they are considered as subspecies.

Tachiadenus platypterus Baker subsp. **platypterus**

Leaves broadly ovate to elliptic to rarely narrowly elliptic, 3-6 × 1-2.5 cm, obtuse. Calyx 20-30 mm long ; lobes coalescent 2/3-3/4 of their length, distinctly broadened in upper parts, acute to usually obtuse, with upper parts bent outwards ; wings present, usually broad, 2-6 mm wide.

SPECIMENS EXAMINED. — FIANARANTSOA : Env. de Ivohibe-Bara, ca. 1200 m, 1924, *Armand 67* (P) ; Env. de Ranotsara et Ihosy, 1963, *Bosser 18636* (P) ; Itremo, 1964, *Bosser 19594* (P) (somewhat deviating) ; Massif Ifandana, entre Ankaramena et Ihosy, 1300-1400 m, 1964, *Capuron 23503 SF* (P) ; Distr. Ambalavao, Canton d'Ambohimahamasina, village d'Ambohitrampanefy, 1100 m, 1955, *Cours 5008* (MO, P) ; Pic d'Ivohibe, 1500-1900 m, 1926, *Decary 5399* (P) ; 50 km E of Ambalavao, 1000 m, 1968, *Hoine 231* (K) ; Montagnes entre le col du Kalambatitra et la vallée de la Manambolo, affluent de l'Ianaivo (Ionaivo), ca. 1400 m, 1933, *Humbert 12115* (P, S) (both typical subsp. *platypterus* and individuals intermediate between the two subspecies) ; Montagnes à l'ouest d'Itremo, ouest Betsileo, pentes occidentales, 1500-1700 m, *Humbert 28323* (P) ; Nord du Kalambatitra, entre Ranotsara et Iakora, 700-900 m, 1973, *Morat 4244* (P) ; Vallée de l'Itomampy, 800 m, *Perrier 12647* (P, S) ; Distr. Ivohibe, Cant. Antambohobe, 1962, *Rakotoniaina 11986 RN* (P) ; Distr. Ambalavao, Cant. Vohitsaoka, 1955, *Rakotovao 7273 RN* (P) ; *Id.*, 1958, *9897 RN* (P) ; *Id.*, R.N. 5, 1954, *Rakotovao 6475 RN* (P, S) ; Distr. Ambalavao, Cant. Sendrisoa, 1958, *Rakotovao 9889 RN* (P) ; Distr. Ambalavao,



Pl. 7. — **Tachiadenus platypterus** : **A**, habit × *0.5* ; **B**, dissected upper part of flower × *1.5* ; **C**, **C'**, part of calyx (C = subsp. *platypterus* ; C' = subsp. *angustialatus*) × 1.5 ; **D**, flower in fruit with corolla and most of calyx removed × 1.5 ; **E**, anther × 6. (A, *Humbert 12115*, S ; B, C, E, *Bosser 18636* P ; C', *Humbert 11973*, P ; D, *Capuron 23503 SF*, P).

Vohitsaoka, Betainamboa, 1950, *Razafindrakoto 2999 RN* (P) ; Near Taolana, ca. 1200 m, 1941, *Herb. Jard. Bot. Tananarive 4521* (P) ; Pied au l'Ambondrombe, 1941, 1200 m, *Herb. Jard. Bot. Tananarive 4563* (P) ; Inaninoma près d'Ambohimahanasina, 1941, *Herb. Jard. Bot. Tananarive 4720* (P).

INEXACT OR UNIDENTIFIED LOCALITIES : Chiefly in Betsileo-land, *Baron 218* (K, P) ; Ankafana, 1880, *Cowan s.n.* (P) ; Massif d'Andringitra, ca. 1600 m, 1922, *Perrier 14468* (P) ; Distr. Ambalavao, Cant. Ambohimanina, Ambohibary, 1950, *Razafindrakoto 2381 RN* (P).

Tachiadenus platypterus Baker subsp. **angustialatus** (Humbert) Klack., *stat. nov.*

— *Tachiadenus platypterus* BAKER var. *angustialatus* HUMBERT, Adansonia, ser. 2, 3 (3) : 349 (1963).

LECTOTYPE : *Humbert 11973*, Madagascar, Massif du Kalambatitra, Mont Analatsitendrika, 1750-1850 m, 1933 (P ; iso-, P, S) ; selected in herb.

Leaves narrowly elliptic to narrowly ovate, 3-6 × 0.5-1 cm, acute to obtuse. Calyx 25-35 mm long ; lobes coalescent 1/2-2/3 of their length, slightly broadened to usually subulate ; wings present, sometimes rather narrow but distinct, 0.5-2.5 mm wide.

SPECIMENS EXAMINED. — FIANARANTSOA : Bassin supérieur de l'Ianaivo (Ionaivo), affluent du Mananara, ca. 1000 m (ou Massif de l'Ivakoany, pentes NE, ca. 1100 m), 1928, *Humbert 6973* (P, S) ; Massif du Kalambatitra, mont Analatsitendrika, 1750-1850 m, 1933, *Humbert 11973* (P, S) ; Entre le col du Kalambatitra et la vallée de la Manambolo, affluent de l'Ianaivo (Ionaivo), 1200-1400 m, 1933, *Humbert 12093* (P) ; Centre-Sud, Massif de l'Ivakoany, pentes orientales du massif, 1250-1400 m, 1933, *Humbert 12269* (P).

5. **Tachiadenus longiflorus** Bojer ex Griseb. — Pl. 8 ; 15, *D* (map).

Gen. sp. Gent. 202 (1839).

LECTOTYPE (here selected) : *Bojer s.n.*, Hab. copiose in montib. prov. Emirna, Madagascar (K ; iso-, P).

Unbranched to moderately branched shrublet, 0.2-0.8 m high ; branches ± erect ; internodes usually shorter than leaves. Stem terete to subquadrangular, 4-lineolate ; lines situated close to each other in two opposite pairs. Leaves narrowly elliptic to narrowly ovate, 25-50 × 5-15 mm, gradually tapering at base to indistinct petiole to sessile, semi-amplexicaul, acute to obtuse, 3-nerved. Flowers usually rather few, solitary or in mono- or dichasial usually rather lax cymes ; pedicels short, 5-10 mm long, straight to bent. Calyx 25-40 mm long, actinomorphic ; lobes coalescent 2/5 to 1/2 of their length, subulate, not overlapping at base ; wings present and with one extra wing along each suture between sepals, rather narrow but distinct, gradually narrowing at both ends but the ones along the sutures often ± truncate or semi-sagittate at apex (i.e. at lobe sinuses), 0.5-1.5 mm wide. Corolla white, sometimes (?) with violet blotch at the very throat ; tube 7.0-12 cm long, with distinct coronula of small knobs above anthers ; lobes obovate to broadly ovate, 15-30 × 7-20 mm, acute to obtuse. Anthers 5.5-8 mm long, with short and thin or often broad appendix at apex. Capsule narrowly ovoid, gradually attenuate at apex, 16-18 × 4-6 mm, much shorter than calyx, with two protruding mid-walls entirely coriaceous.

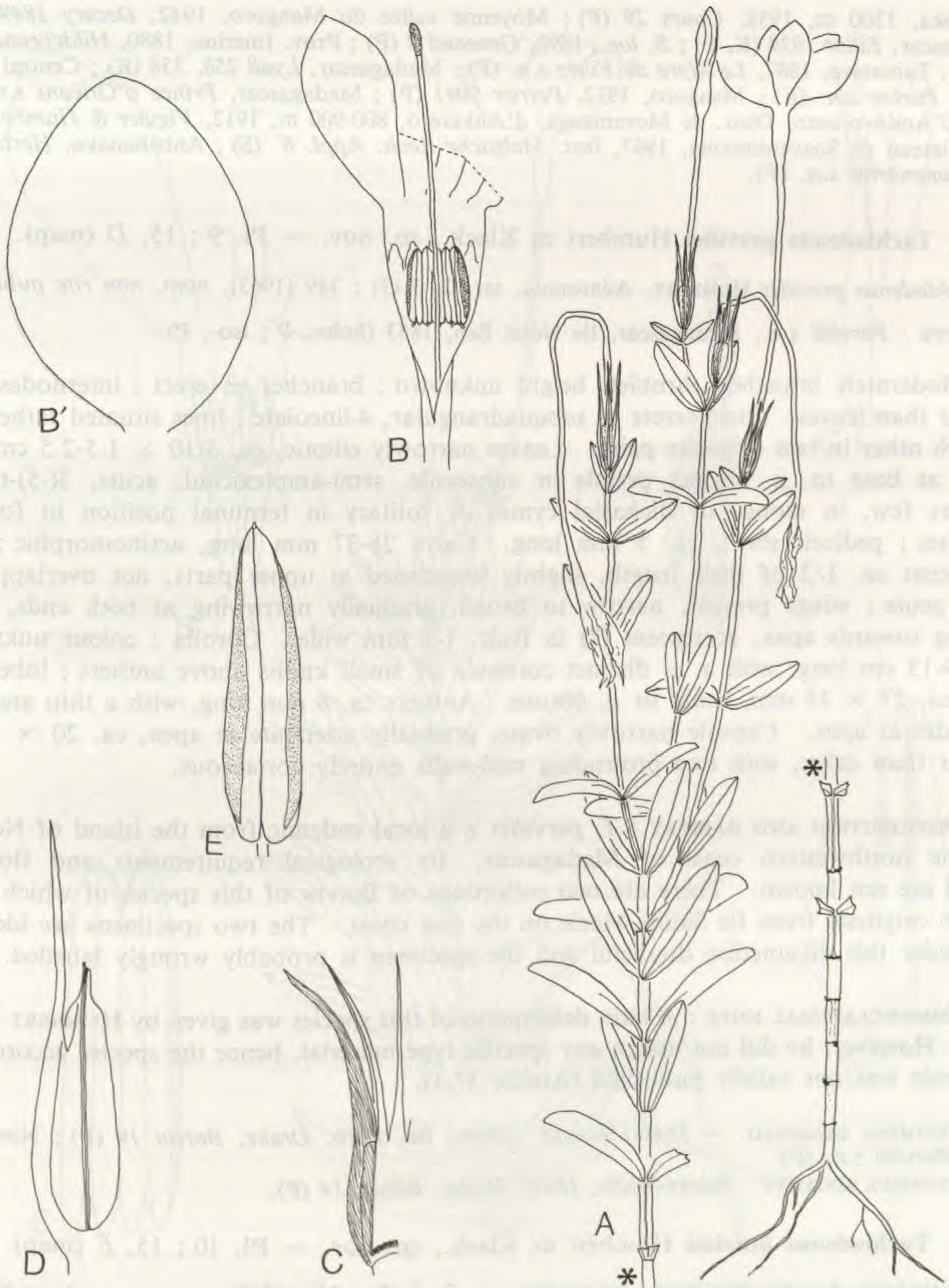
DISTRIBUTION AND HABITAT : *T. longiflorus* is distributed in mountainous Central Madagascar around Lac Alaotra in the north to the Ankaratra and Itremo Massifs in the south. It is recorded from 800-1800 m and grows in dry grass- and scrubland in clayey and stony soils. Flowering specimens seen from August to June.

NOTES : The extra calyx wings of *T. longiflorus* are especially well developed in the northern part of the distribution area around Ambatondrazaka where they usually are semi-sagittate and sometimes even two along each suture. On the contrary, in the south (region Ambositra/Itremo) the extra wings are usually less prominent and tapering or occasionally even missing at some of the sutures. The latter specimens are morphologically close to *T. platypterus* subsp. *angustialatus* from the far south-east of the island, which, however, always totally lack the extra calyx wings. See also under Notes to *T. platypterus*.

GRISEBACH (1839 : 202) cited in the protologue collections of *Lyall* and of *Bojer* (« *Boyer* ») in *Herb. Hooker*. I have chosen as lectotype the BOJER specimen which was probably also the base of BOJER's manuscript name.

SPECIMENS EXAMINED. — MAJUNGA : Distr. Tsaratanana, Cant. Andriamena, Telomita, Androfia, 1100 m, 1964, *Service Eaux Forêts Madagascar 21875 SF* (P). — TAMATAVE : Ambatondrazaka, Manaka-Est, 1954, *Botoalina 6975 RN* (P, S) ; Sud de Moramanga, 1930, *Decary 6976* (P, S) ; Moramanga, 1930, *Decary 7228* (P) ; Ambatondrazaka, 1941, *Decary 16456* (BM, P) ; Lac Alaotra, entre Menasaka et Ambodiriana, bords du Maningory, 1944, *Homolle 516* (P) ; Ca. 48 km S Ambatondrazaka, 2 km S Beforo on the road to Moramanga, 850 m, 1978, *Jonsson 1020* (P) ; Distr. Ambatondrazaka, Manakambahiny Est, 1959, *Rakatovao 10521 RN* (P) ; Canton Manakambahiny Est, Distr. Ambatondrazaka, Ankarongana, 1949, *Ramanantsoavina 1794 RN* (P, S) ; Distr. Ambatondrazaka, Manakambahiny Est, 1948, *Ratoto M de D & Ramarokoto 1546* (P) ; Prov. d'Andovoranto, Distr. de Moramanga, env. de Moramanga, 900 m, 1912, *Viguier & Humbert 1031* (P) ; Andranokobaka, Moramanga, 1951, *Service Eaux Forêts Madagascar 3240 SF* (P) ; Andranokobaka, 1951, *s. coll. no. 3240* (P, S). — TANANARIVE : Tananarive, 1903, *Bernard s.n.* (P) ; Ambatolaona, 1937, *Boiteau 2397* (P) ; Vallée de Soarina, P.K. 23, route de Tamatave, 1961, *Bosser 14868* (MO) ; Angavokely 30 km E Tananarive, 1949, *Capuron 72 SF* (P) ; Ambatolaona, 1921, *Decary 580* (P) ; Ambohimanga, 1921, *Decary 653* (P) ; Ambohimanga, près de Tananarive, 1928, *Decary 6151* (K, P) ; Ilafy, 1917, *Decary s.n.* (P) ; Tsimbazaza, 1917, *Decary s.n.* (P) ; R.N. 2, E of Antananarivo at second crossing of the Ampasibe River, 1985, *Dorr 3681* (MO) ; Env. d'Arivonimamo, ca. 8 km sur la route d'Ahitrambo, 1957, *Descoings 2885* (MO) ; Rock outcrops NW of Behenjy on road from Antananarivo to Antsirabe, 1986, *Dorr, Barnett & Rakotozafy 4568* (MO) ; Distr. Ankazobe, Cant. Manolaza, Manankazo, forêt d'Ambohitantely, 1948, *Jean de Dieu 171 RN* (P) ; Entre Arivonimamo et Soamananety, 1960, *Peltier 1818* (P) ; Andranavelona, route N4, 1963, *Peltier 4469* (P) ; Ambohimanga, Soavinimerina, 1967, *Rosamolson 6* (P) ; Tananarive, Ambohimanga 1921, *Waterlot 61* (P) ; Ilafy, 1905, *Herb. d'Alleizette 378* (P) ; Mahitsy, 1942, *Herb. Jard. Bot. Tananarive 5038* (P). — FIANARANTSOA : 46 km E of Ambatofinandrahana (Fiandrahanom), 1350 m, 1975, *Croat 29509* (MO) ; Along Route 35, 54 km E of Ambatofinandrahana (Finandrohana), 1300 m, 1975, *Croat 29676* (MO) ; Massif de l'Itremo, vicinity of Col de Itremo, 1500-1685 m, 1975, *Croat 29870* (MO) ; Env. de Ambatofinandrahana, 1600-1800 m, 1938, *Decary 13058, 13243* (P) ; Ambositra, bois de Tapia, 1942, *Decary 17267* (P) ; Ambatofinandrahana, 1942, *Decary 17389* (P) ; Montagnes à l'ouest d'Itremo, ouest Betsileo, 1500-1700 m, 1955, *Humbert 30028* (P, S) ; Environs d'Ambatofinandrahana, Betsileo, 1400-1500 m, *Humbert & Capuron 28127* (P, S) ; Dt. Fandriana, Sandrandahy, 1960, *Peltier 2221* (P) ; Soanieranana, col d'Antoetra, Dt. d'Ambositra, 1960, *Peltier 2232* (P) (somewhat deviating) ; Env. d'Ambositra, 1400 m, 1911, *Perrier 9044* (P) ; Mantasoa, 1905, *Académie Malgache s.n.* (P) ; Ankatso, 1942, *Herb. Jard. Bot. Tananarive s.n.* (P).

INEXACT OR UNIDENTIFIED LOCALITIES : Chiefly in Betsileo-land, *Baron 130, 163* (K) ; Central Madagascar, *Baron 384* (K, P), *s.n.* (P) ; In altis montibus Madagascar, *Blackburn s.n.* (K) ; Ferme séricole IMRA, Mahabo, 1970, *Boiteau 2001* (P, S) ; Prov. Imerina (Emerinae, Emirna), *Bojer s.n.* (K, P) ; Imerina, 1887, *Campenon s.n.* (P) ; Sampatra, 1889, *Catat 1705* (P) ; Distr. Ambatondrazaka,



Pl. 8. — **Tachiadenus longiflorus** : **A**, habit × 0.5 ; **B**, dissected upper part of flower (B′ = petal lobe from different collections) × 1.5 ; **C**, part of calyx × 1.5 ; **D**, flower in fruit with corolla and most of calyx removed × 1.5 ; **E**, anther × 6. (A-C, E, *Boiteau 2001*, S ; B′, *Ramananboavina 1794 RN*, S ; D, *Botoalina 6975 RN*, S).

Ankaroka, 1300 m, 1938, *Cours 29* (P) ; Moyenne vallée du Mangoro, 1942, *Decary 18498* (P) ; Madagascar, *Elliot 1939* (K, P) ; *S. loc.*, 1892, *Geneaud 2* (P) ; Prov. Imerina, 1880, *Hildebrandt 3492* (K, P) ; Tamatave, 1887, *Le Myre de Vilers s.n.* (P) ; Madagascar, *Lyall 258, 358* (K) ; Central Madagascar, *Parker s.n.* (K) ; Mangoro, 1912, *Perrier 9041* (P) ; Madagascar, *Prince d'Orléans s.n.* (P) ; Prov. d'Andovoranto, Distr. de Moramanga, d'Ankarefo, 800-900 m, 1912, *Viguier & Humbert 1184* (P) ; Plateau de Soavenimerina, 1967, *Inst. Malgache Rech. Appl. 6* (S) ; Antsihanaka, *Herb. Jard. Bot. Tananarive s.n.* (P).

6. **Tachiadenus pervillei** Humbert ex Klack., *sp. nov.* — Pl. 9 ; 15, *D* (map).

— *Tachiadenus pervillei* HUMBERT, Adansonia, ser. 2, 3 (3) : 349 (1963), *nom. non rite publ.*

TYPE : *Pervillé s.n.*, Madagascar, Ile Nossi Beh, 1853 (holo-, P ; iso-, P).

Moderately branched shrublet, height unknown ; branches ± erect ; internodes much shorter than leaves. Stem terete to subquadrangular, 4-lineolate ; lines situated rather close to each other in two opposite pairs. Leaves narrowly elliptic, ca. 6-10 × 1.5-2.5 cm, attenuate at base to ± distinct petiole or subsessile, semi-amplexicaul, acute, 3(-5)-nerved. Flowers few, in mono- or dichasial cymes or solitary in terminal position in forks of branches ; pedicels short, ca. 5 mm long. Calyx 28-37 mm long, actinomorphic ; lobes coalescent ca. 1/2 of their length, slightly broadened at upper parts, not overlapping at base, acute ; wings present, narrow to broad, gradually narrowing at both ends, disappearing towards apex, accrescent (?) in fruit, 1-5 mm wide. Corolla : colour unknown ; tube 9-13 cm long, with a ± distinct coronula of small knobs above anthers ; lobes obovate, ca. 27 × 13 mm, acute to ± obtuse. Anthers ca. 8 mm long, with a thin and short appendix at apex. Capsule narrowly ovate, gradually attenuate at apex, ca. 20 × 5 mm, shorter than calyx, with two protruding mid-walls entirely coriaceous.

DISTRIBUTION AND HABITAT : *T. pervillei* is a local endemic from the island of Nossi Be off the northwestern coast of Madagascar. Its ecological requirements and flowering period are not known. There are two collections of BOIVIN of this species of which one is said to originate from Ile Sainte-Marie on the east coast. The two specimens are identical. I consider this disjunction doubtful and the specimen is probably wrongly labelled.

NOMENCLATURAL NOTE : A latin description of this species was given by HUMBERT (1963 : 349). However, he did not assign any specific type material, hence the species according to the Code was not validly published (Article 37.1).

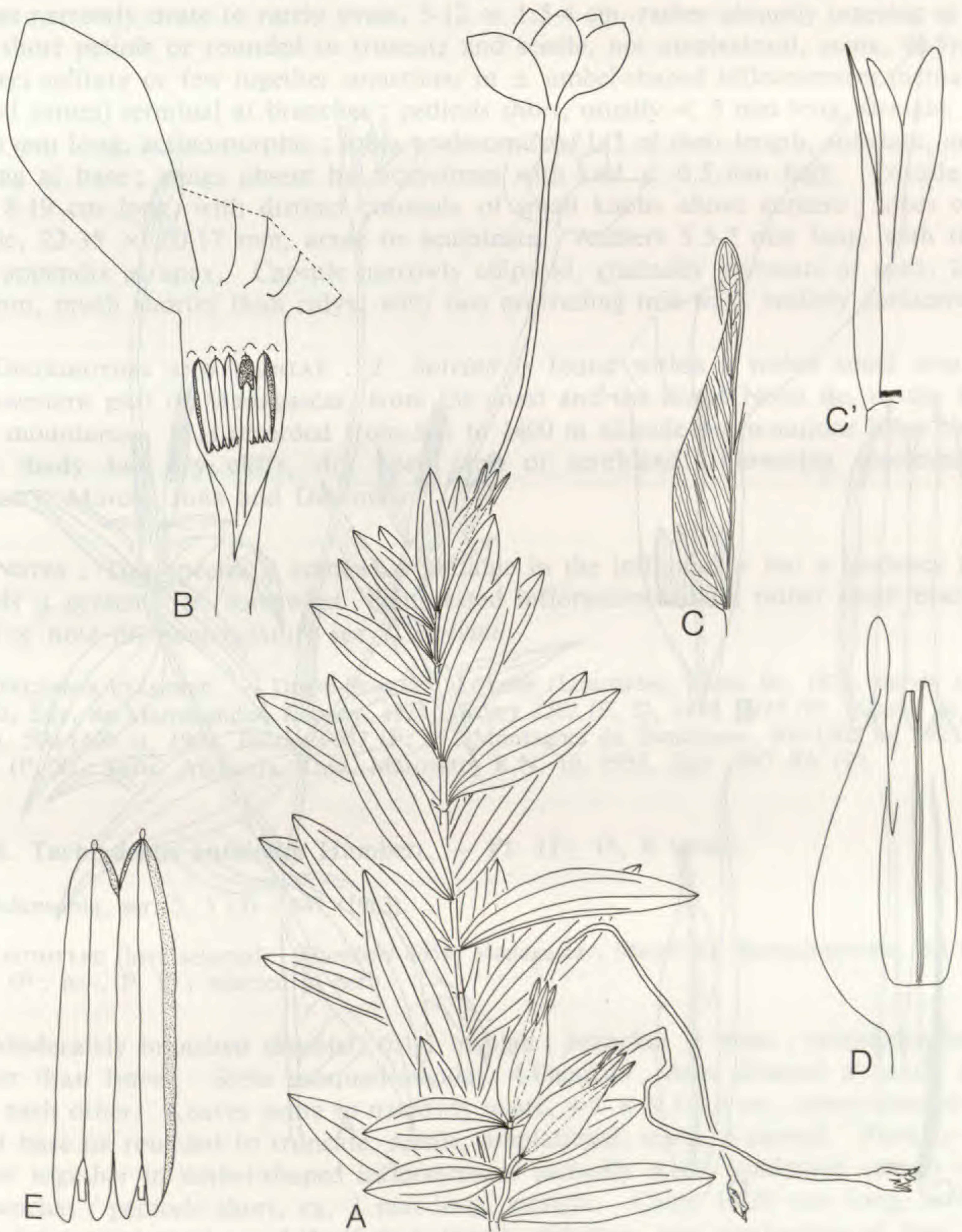
SPECIMENS EXAMINED. — DIEGO-SUAREZ : Nossi Be, *Herb. Drake, Boivin 19* (P) ; Nossi Beh, 1853, *Pervillé s.n.* (P).
DOUBTFUL LOCALITY : Sainte-Marie, *Herb. Drake, Boivin 14* (P).

7. **Tachiadenus boivinii** Humbert ex Klack., *sp. nov.* — Pl. 10 ; 15, *E* (map).

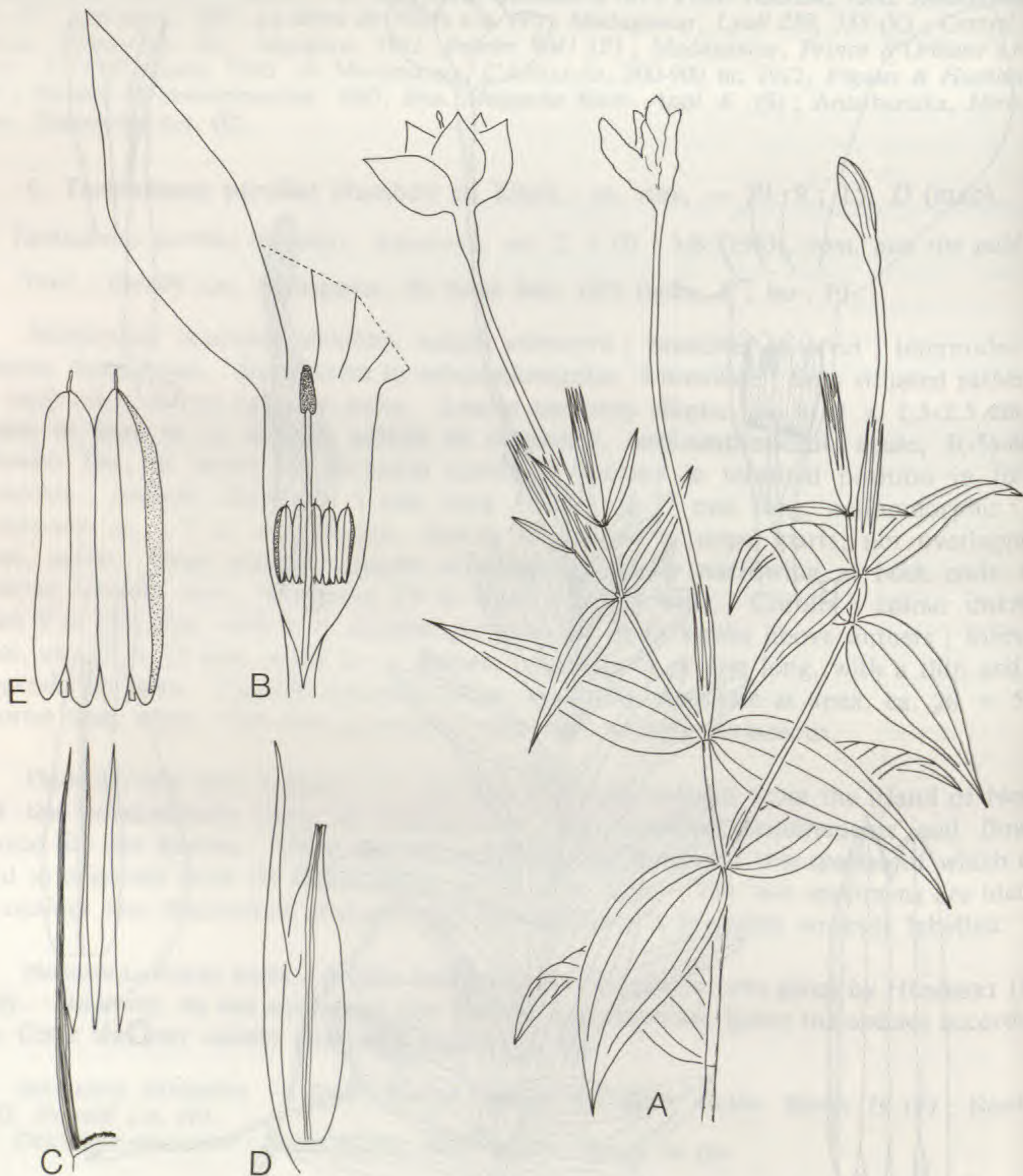
— *Tachiadenus boivinii* HUMBERT, Adansonia, ser. 2, 3 (3) : 349 (1963), *nom. non rite publ.*

TYPE : *Perrier de la Bâthie 9053*, Madagascar, Massif de Manongarivo (holo-, P ; iso-, P, S).

Moderately branched shrublet, up to 1.5 m high ; branches ± erect ; internodes usually shorter than leaves. Stem terete, 4-lineolate ; lines situated rather close to each other in



Pl. 9. — **Tachiadenus pervillei** : **A**, habit × 0.5 ; **B**, dissected upper part of flower × 1.5 ; **C**, part of calyx (C′ = calyx almost without wings from the same collection) × 1.5 ; **D**, flower in fruit with corolla and most of calyx removed × 1.5 ; **E**, anther × 6. (A-C, E, *Pervillé s.n.*, 1853, P ; D, *Boivin 19*, P).



Pl. 10. — **Tachiadenus boivinii** : **A**, habit × 0.5 ; **B**, dissected upper part of flower × 1.5 ; **C**, part of calyx × 1.5 ; **D**, flower in fruit with corolla and most of calyx removed × 1.5; **E**, anther × 6. (A, *Decary 1581*, P ; B, C, E, *Decary 1581*, S ; D, *Perrier de la Bâthie 9053*, S).

two opposite pairs, sometimes distinct only immediately below leaves or almost absent. Leaves narrowly ovate to rarely ovate, 5-12 × 1.5-4 cm, rather abruptly tapering at base to very short petiole or rounded to truncate and sessile, not amplexicaul, acute, 3(-5)-nerved. Flowers solitary or few together sometimes in ± umbel-shaped inflorescences (actually condensed cymes) terminal at branches ; pedicels short, usually < 5 mm long, straight. Calyx 25-40 mm long, actinomorphic ; lobes coalescent ca. 1/3 of their length, subulate, not overlapping at base ; wings absent but sometimes with keel < 0.5 mm high. Corolla white ; tube 8-19 cm long, with distinct coronula of small knobs above anthers ; lobes ovate to elliptic, 22-35 × 10-17 mm, acute to acuminate. Anthers 5.5-7 mm long, with thin and long appendix at apex. Capsule narrowly ellipsoid, gradually attenuate at apex, 20-25 × 4-5 mm, much shorter than calyx, with two protruding mid-walls entirely coriaceous.

DISTRIBUTION AND HABITAT : *T. boivinii* is found within a rather small area in the northwestern part of Madagascar, from the coast and the island Nossi Be, to the Tsaratanana mountains. It is recorded from 500 to 1400 m altitude (no notations from Nossi Be) from shady but dry cliffs, dry open land or scrubland. Flowering specimens from February, March, June and December.

NOTES : This species is somewhat variable in the infloresence but a tendency towards umbels is present, i.e. somewhat compressed inflorescences with rather small bracts.

For note on nomenclature see *T. boivinii*.

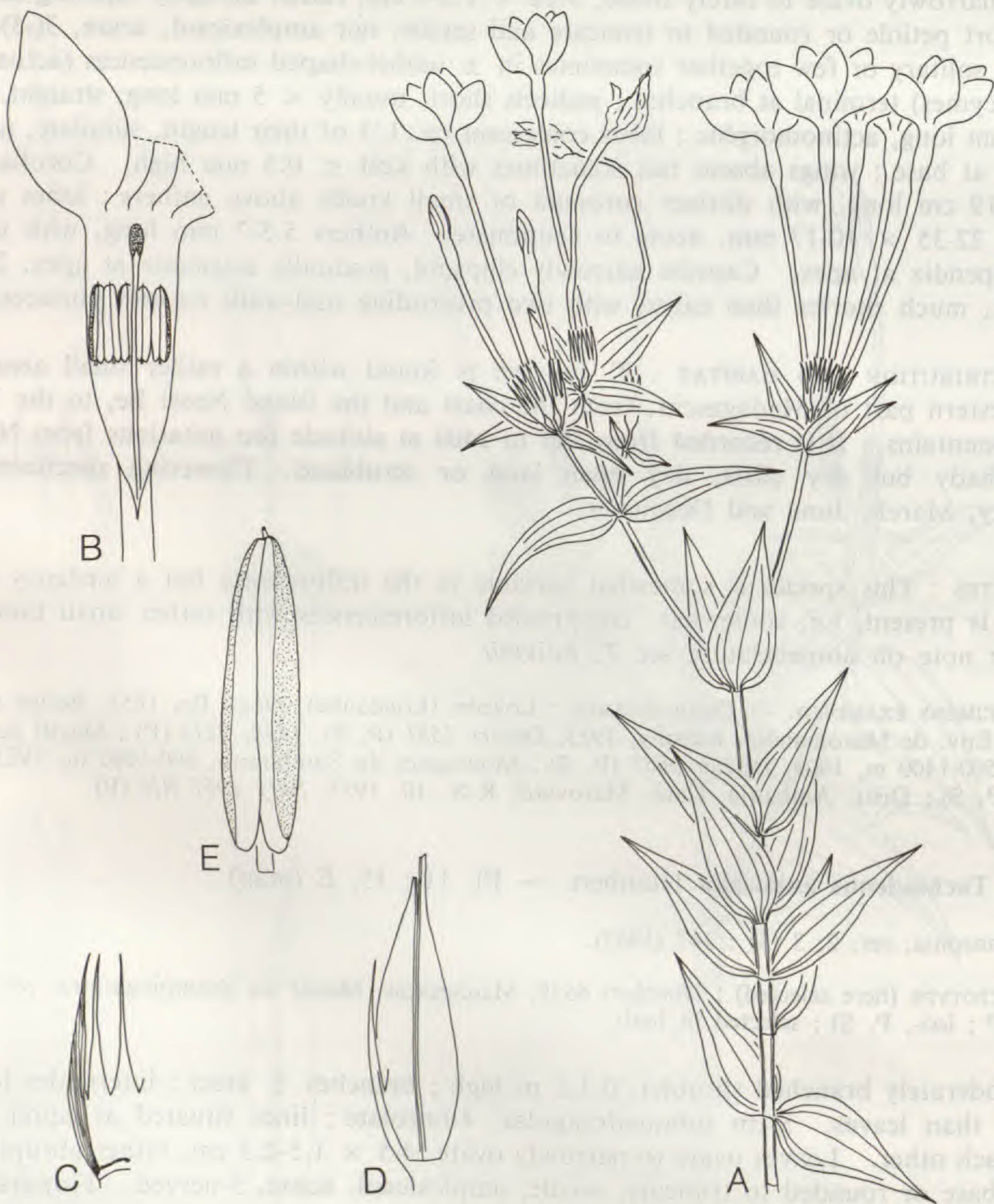
SPECIMENS EXAMINED. — DIEGO-SUAREZ : Lokobe (Loucoube), Nossi Be, 1851, *Boivin s.n.* (P) ; Bejofo, Env. de Maromandia, Kapany, 1923, *Decary 1581* (P, S), *1438, 2219* (P) ; Massif de Manongarivo, 500-1400 m, 1909, *Perrier 9053* (P, S) ; Montagnes du Sambirano, 600-1000 m, 1923, *Perrier 15532* (P, S) ; Distr. Ambanja, Cant. Marovato, R.N. 10, 1953, *Safy 4967 RN* (P).

8. **Tachiadenus antaisaka** Humbert. — Pl. 11 ; 15, *E* (map).

Adansonia, ser. 2, 3 (3) : 347 (1963).

LECTOTYPE (here selected) : *Humbert 6659*, Madagascar, Massif du Beampingaratra, col de Vohipaha, (P ; iso-, P, S) ; selected in herb.

Moderately branched shrublet, 0.1-1 m high ; branches ± erect ; internodes longer or shorter than leaves. Stem subquadrangular, 4-lineolate ; lines situated at equal distance from each other. Leaves ovate to narrowly ovate, 4-5 × 1.5-2.5 cm, rather abruptly tapering at base or rounded to truncate, sessile, amplexicaul, acute, 5-nerved. Flowers solitary or few together in umbel-shaped inflorescences (actually much condensed cymes) terminal at branches ; pedicels short, ca. 3 mm long, straight. Calyx 15-20 mm long, actinomorphic ; lobes coalescent ca. 1/3 of their length, subulate, not overlapping at base ; wings usually absent but sometimes with keel or narrow wing < 1 mm wide. Corolla white ; tube 7-10 cm long, without coronula ; lobes ovate, ca. 15-25 × 7-15 mm, acute to ± obtuse. Anthers 5-6 mm long, with a thin and short appendix at apex. Capsule narrowly ovoid to narrowly ellipsoid, gradually attenuate at apex, ca. 15 × 5 mm, longer than calyx, with two protruding mid-walls partly membranaceous.



Pl. 11. — **Tachiadenus antaisaka** : **A**, habit × 0.5 ; **B**, dissected upper part of flower × 1.5 ; **C**, part of calyx × 1.5 ; **D**, flower in fruit with corolla and most of calyx removed × 1.5 ; **E**, anther × 6. (A-E, *Humbert 13538*, S).

DISTRIBUTION AND HABITAT : *T. antaisaka* is a local endemic known only from the Beampingaratra mountains in the very southeastern part of Madagascar. It is recorded from forest from 1100 to 2000 m altitude. Flowering specimens seen from October to January.

NOTES : This species is characterized by its sessile amplexicaul 5-nerved leaves. It is the only species with a calyx covered by small epidermal papillae (lens !). See also Notes to *T. umbellatus*.

SPECIMENS EXAMINED. — TULEAR : Massif de l'Andohahelo, 1800-1979 m, 1928, *Humbert 6180* (P) ; *Id.*, 1700-1975 m, 1934, *Humbert 13587* (P) ; Massif du Beampingaratra, col de Vohipaha, 1100-1400 m, 1928, *Humbert 6659* (P, S).

INEXACT OR UNIDENTIFIED LOCALITIES : Mont Itrafanaomby (Ankazondrano) et ses contreforts S-W (haut Mandrare), 1700-1963 m, 1933, *Humbert 13538* (P, S).

9. **Tachiadenus umbellatus** Klack., *sp. nov.* — Pl. 12 ; 15, *E* (map).

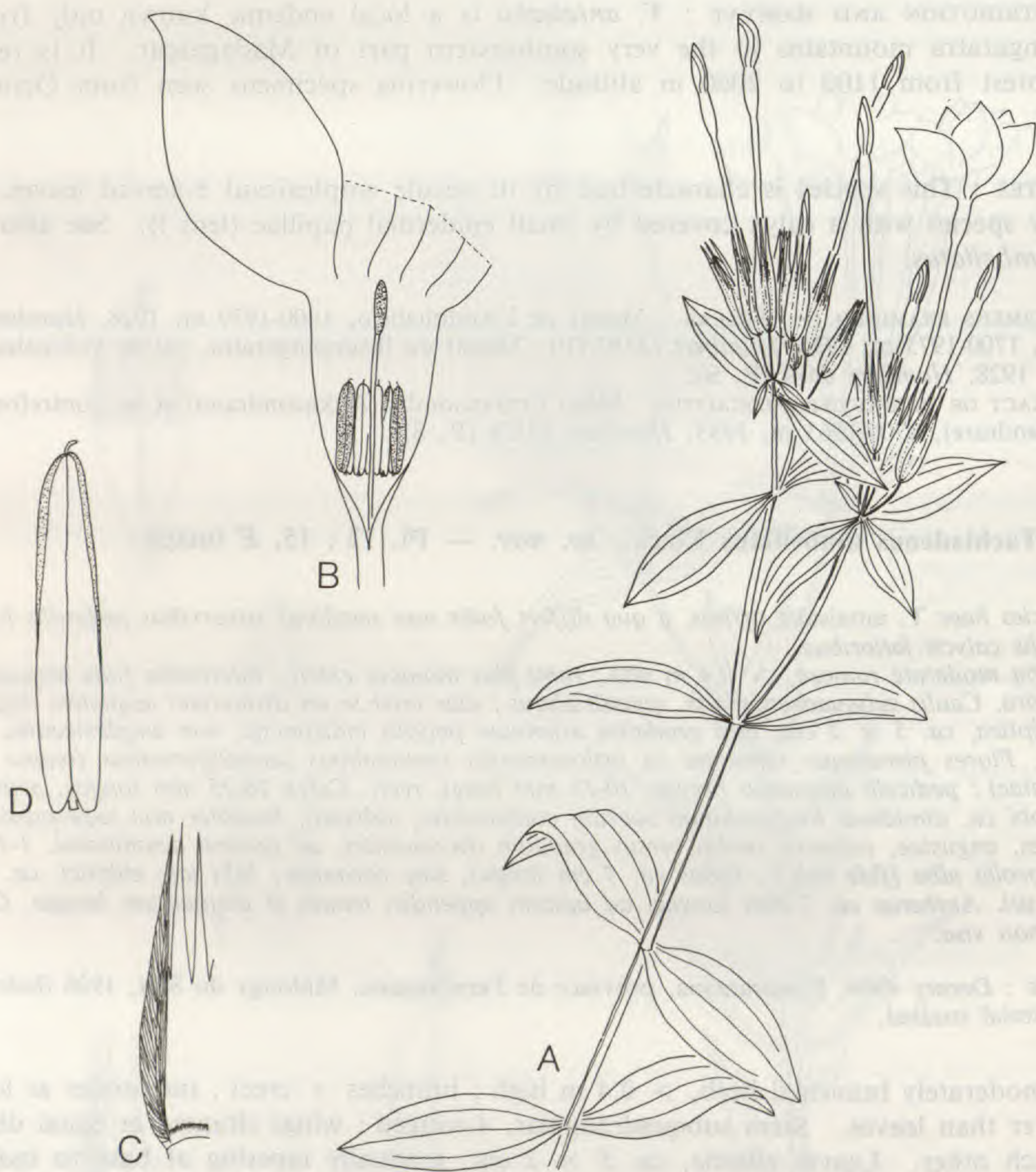
Species haec T. antaisaka *affinis, a qua differt foliis non sessilibus trinervibus pedicellis longioribus et alis calycis latioribus.*

Herba moderate ramosa, > 0,4 m alta ; rami plus minusve erecti ; internodia folia aequantia vel eis breviora. Caulis subquadrangularis, quandrialatus ; alae inter se ad distantiam aequalem dispositae. Folia elliptica, ca. 5 × 2 cm, basi gradatim attenuata petiolis indistinctis, non amplexicaulia, acuta, trinervia. Flores plerumque numerosi in inflorescentiis terminalibus umbelliformibus (reapse cymae condensatae) ; pedicelli aliquanto breves, 10-15 mm longi, recti. Calyx 20-25 mm longus, actinomorphus ; lobi ca. dimidium longitudinum suarum coalescentes, subulati, basaliter non superpositi ; alae praesentes, angustae, extremia ambo versus gradatim decrescentes, ad apicem acuminatae, 1-1,5 mm latae. Corolla alba (fide coll.) ; tubus ca. 7 cm longus, sine coronula ; lobi late elliptici, ca. 2,5 × 2 cm, acuti. Antherae ca. 7 mm longae, ad apicem appendici tenues et aliquantum longae. Capsula matura non visa.

TYPE : *Decary 4966*, Fianarantsoa, province de Farafangana, Midongy du Sud, 1926 (holo-, P) ; only material studied.

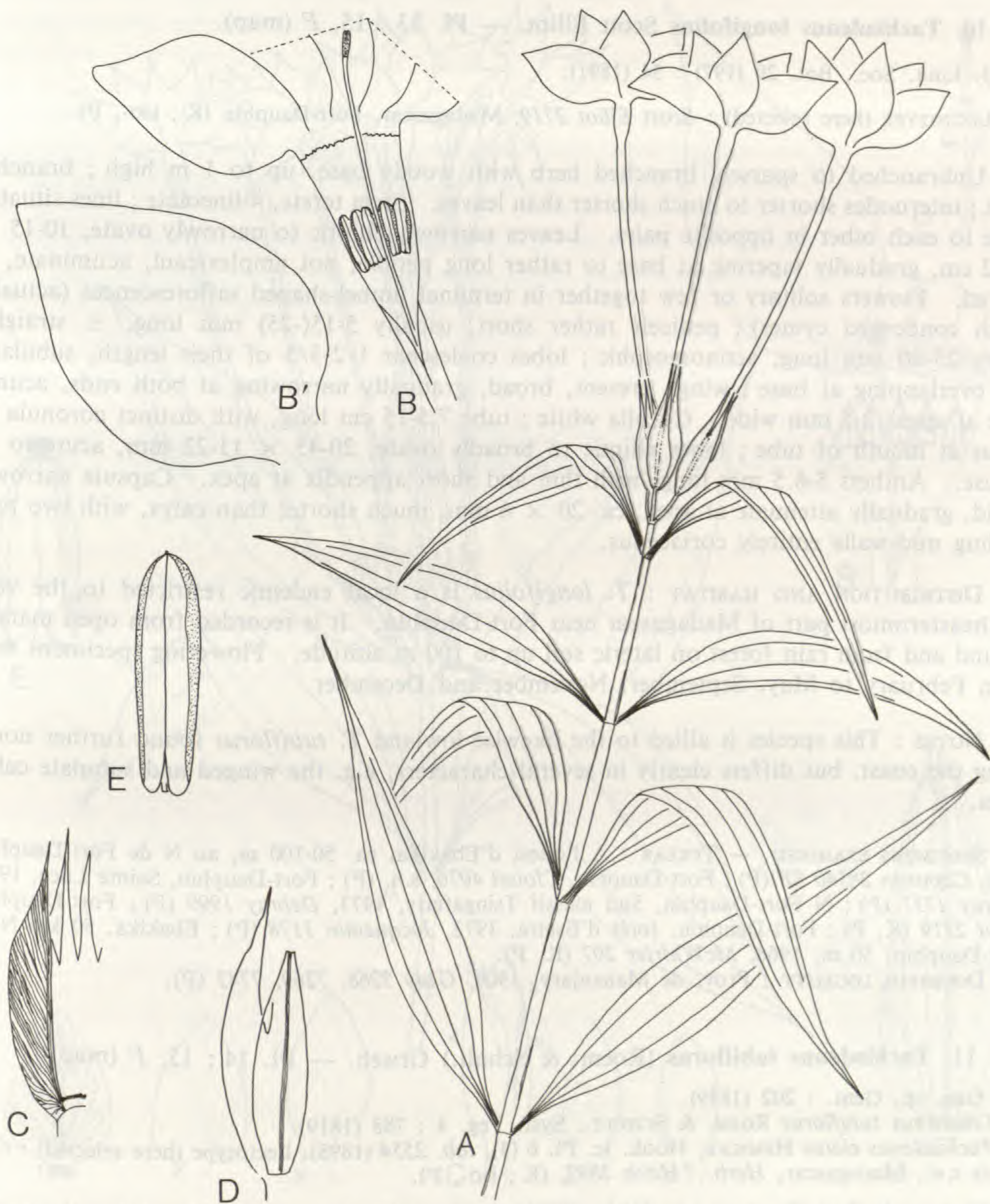
A moderately branched herb, > 0.4 m high ; branches ± erect ; internodes as long as or shorter than leaves. Stem subquadrangular, 4-winged ; wings situated at equal distance from each other. Leaves elliptic, ca. 5 × 2 cm, gradually tapering at base to indistinct petiole, not amplexicaul, acute, 3-nerved. Flowers rather many together in umbel-shaped inflorescences (actually much condensed cymes) terminal at branches ; pedicels rather short, 10-15 mm long, straight. Calyx 20-25 mm long, actinomorphic ; lobes coalescent ca. 1/2 of their length, subulate, not overlapping at base ; wings present, narrow, gradually narrowing at both ends, acuminate at apex, 1-1.5 mm wide. Corolla white (*fide* coll.) ; tube ca. 7 cm long, without coronula ; lobes broadly elliptic, ca. 2.5 × 2 cm, acute. Anthers ca. 7 mm long, with thin and rather long appendix at apex. Capsule (mature) not seen.

DISTRIBUTION AND HABITAT : *T. umbellatus* is endemic to the Massif du Midongy in the southeastern part of Madagascar. It is known only from the type collection found in exposed wet places. Flowering specimen seen from August.



Pl. 12. — **Tachiadenus umbellatus** : **A**, habit × 0.5 ; **B**, dissected upper part of flower × 1.5 ; **C**, part of calyx × 1.5 ; **D**, anther × 6. (A-D, *Decary 4966*, P).

NOTES : This species is allied to *T. antaisaka*. Both these taxa are found in the south-eastern part of the island and both seem to be local endemics. *T. umbellatus* differs by its 3-nerved elliptic somewhat petiolated leaves, its longer pedicels and broader calyx wings. It is considered, that, though it has been found only once, the relatively large differences with *T. antaisaka* as well as all other species of *Tachiadenus*, require this taxon to be described as a new species.



Pl. 13. — **Tachiadenus longifolius** : **A**, habit × 0.5 ; **B**, dissected upper part of flower (B' = petal lobe from different individual of same collection) × 1.5 ; **C**, part of calyx × 1.5 ; **D**, flower in fruit with corolla and most of calyx removed (somewhat immature) × 1.5 ; **E**, anther × 6. (A, *Capuron 28340 SF*, P ; B, C, E, *McWhirter 207*, P ; D, *Jacquemin 1178*, P).

10. **Tachiadenus longifolius** Scott Elliot. — Pl. 13 ; 15, *F* (map).

J. Linn. Soc., Bot. 29 (197) : 34 (1891).

LECTOTYPE (here selected) : *Scott Elliot 2719*, Madagascar, Fort-Dauphin (K ; iso-, P).

Unbranched to sparsely branched herb with woody base, up to 1 m high ; branches erect ; internodes shorter to much shorter than leaves. Stem terete, 4-lineolate ; lines situated close to each other in opposite pairs. Leaves narrowly elliptic to narrowly ovate, 10-15 × 1.5-2 cm, gradually tapering at base to rather long petiole, not amplexicaul, acuminate, 3-nerved. Flowers solitary or few together in terminal umbel-shaped inflorescences (actually much condensed cymes) ; pedicels rather short, usually 5-15(-25) mm long, ± straight. Calyx 25-40 mm long, actinomorphic ; lobes coalescent 1/2-3/5 of their length, subulate, not overlapping at base ; wings present, broad, gradually narrowing at both ends, acuminate at apex, 2-5 mm wide. Corolla white ; tube 7.5-15 cm long, with distinct coronula of callus at mouth of tube ; lobes elliptic to broadly ovate, 20-45 × 11-22 mm, acute to ± obtuse. Anthers 5-6.5 mm long, with thin and short appendix at apex. Capsule narrowly ovoid, gradually attenuate at apex, ca. 20 × 6 mm, much shorter than calyx, with two protruding mid-walls entirely coriaceous.

DISTRIBUTION AND HABITAT : *T. longifolius* is a local endemic restricted to the very southeasternmost part of Madagascar near Fort-Dauphin. It is recorded from open marshy ground and from rain forest on lateric soil up to 100 m altitude. Flowering specimens seen from February to May, September, November and December.

NOTES : This species is allied to the likewise lowland *T. tubiflorus* found further north along the coast, but differs clearly in several characters, e.g. the winged and subulate calyx lobes.

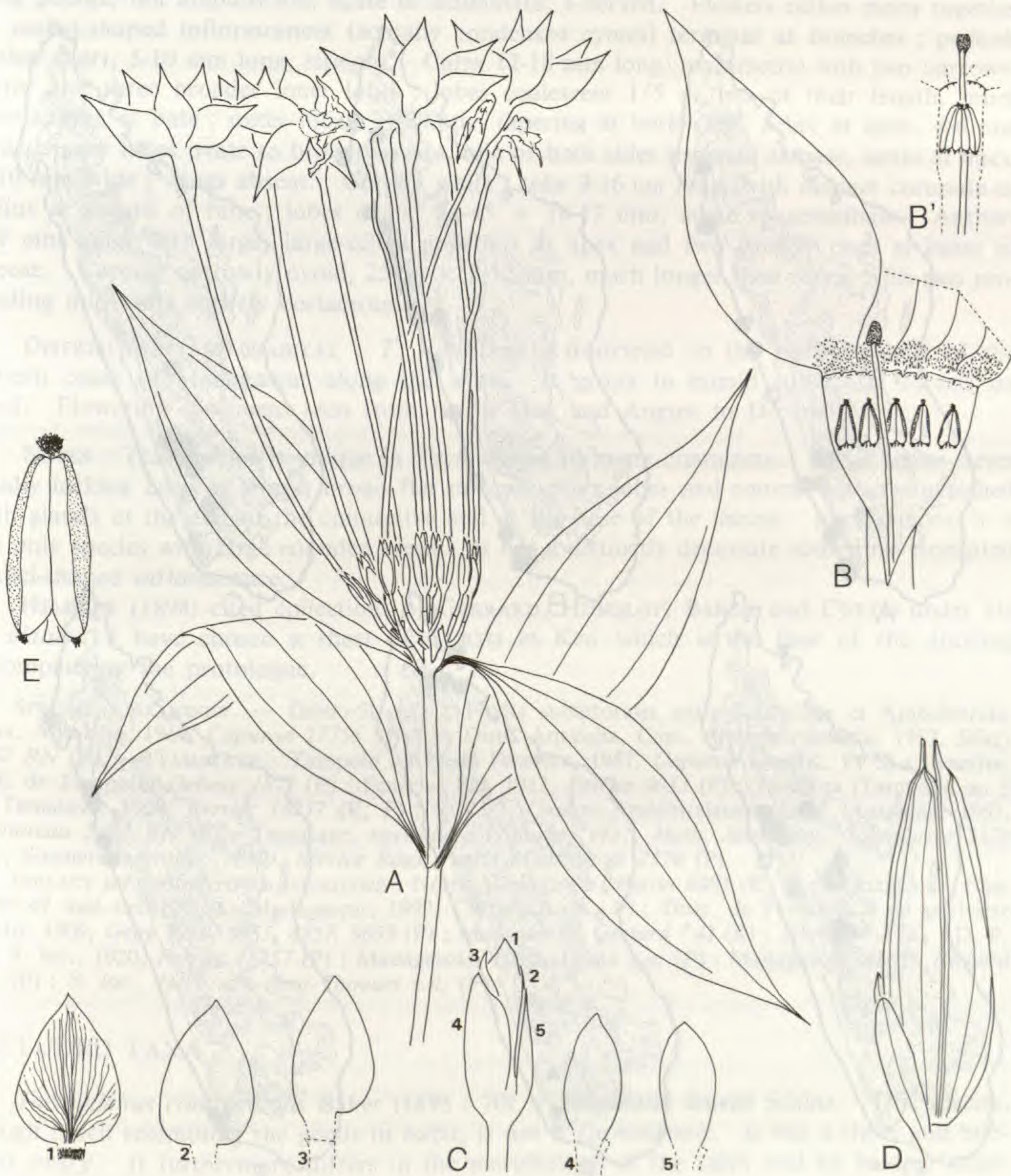
SPECIMENS EXAMINED. — TULEAR : A l'ouest d'Ebakika, ca. 50-100 m, au N de Fort-Dauphin, 1968, *Capuron 28340 SF* (P) ; Fort-Dauphin, *Cloisel 4076, s.n.* (P) ; Fort-Dauphin, Sainte Luce, 1972, *Debray 1737* (P) ; N Fort-Dauphin, Sud massif Tsingafiafy, 1973, *Debray 1999* (P) ; Fort-Dauphin, *Elliot 2719* (K, P) ; Fort-Dauphin, forêt d'Esetra, 1972, *Jacquemin 1178* (P) ; Ebakika, 50 km N of Fort-Dauphin, 50 m, 1968, *McWhirter 207* (K, P).
DOUBTFUL LOCALITY : Prov. de Mananjary, 1909, *Geay 7268, 7269, 7742* (P).

11. **Tachiadenus tubiflorus** (Roem. & Schult.) Griseb. — Pl. 14 ; 15, *F* (map).

Gen. sp. Gent. : 202 (1839).
— *Lisianthus tubiflorus* ROEM. & SCHULT., Syst. Veg. 4 : 788 (1819).
— *Tachiadenus elatus* HEMSLEY, Hook. Ic. Pl. 6 (3), *tab. 2554* (1898). Lectotype (here selected) : *Curtis s.n.*, Madagascar, *Herb. ?Hitch 1897*, (K ; iso-, P).

TYPE : *du Petit-Thouars s.n., Herb. Willdenow no. 3563, Lisianthus*, (holo-, B-W, photograph seen).

Probably sparsely to moderately branched shrublet, up to 3 m high ; branches erecto-patent ; internodes shorter than leaves. Stem terete, without lines. Leaves narrowly elliptic to narrowly ovate to usually ovate, 10-18 × 4-7 cm, gradually tapering at base with



Pl. 14. — **Tachiadenus tubiflorus** : **A**, habit × 0.5 ; **B**, dissected upper part of flower (B' = configuration of the stamens within the tube) × 1.5 ; **C**, calyx whole and dissected × 1.5 ; **D**, flower in fruit with corolla and most of calyx removed × 1.5 ; **E**, anther × 6. (A, *s. coll.*, *Herb. Jard. Bot. Tananarive 3328*, P ; B, C, E, *Capuron s.n.*, Tampolo, S ; D, *Perrier de la Bâthie 13257*, P).



Pl. 15. — **Distribution maps of Tachiadenus** (○ = approximate locality) : **A**, *T. gracilis* ; **B**, *T. carinatus* ; **C**, *T. vohimavensis* (▼), *T. platypterus* subsp. *platypterus* (●) and subsp. *angustialatus* (▲) ; **D**, *T. longiflorus* (●) and *T. pervillei* (▼) ; **E**, *T. boivinii* (●), *T. antaisaka* (▼) and *T. umbellatus* (▲) ; **F**, *T. longifolius* (▼) and *T. tubiflorus* (●).

long petiole, not amplexicaul, acute to acuminate, 3-nerved. Flowers rather many together in umbel-shaped inflorescences (actually condensed cymes) terminal at branches ; pedicels rather short, 5-10 mm long, straight. Calyx 12-18 mm long, asymmetric with two narrower outer and three broader inner lobes ; lobes coalescent 1/5 or less of their length, much overlapping at base ; outer lobes ± elliptic, tapering at both ends, acute at apex, 4-6 mm wide ; inner lobes ovate to broadly ovate, one or both sides truncate at base, acute at apex, 8-10 mm wide ; wings absent. Corolla white ; tube 9-16 cm long, with distinct coronula of callus at mouth of tube ; lobes ovate, 25-45 × 10-17 mm, acute to acuminate. Anthers 3-4 mm long, with large, large-celled appendix at apex and two smaller ones at bases of thecae. Capsule narrowly ovoid, 25-30 × 8-12 mm, much longer than calyx, with two protruding mid-walls entirely coriaceous.

Distribution and habitat : *T. tubiflorus* is restricted to the northern half of the eastern coast of Madagascar along the shore. It grows in humid sublittoral forests on sand. Flowering specimens seen from April, May and August to December.

Notes : This species is unique in *Tachiadenus* in many characters. It has terete stems totally lacking lines or wings, broad flat unequal calyx lobes and conical anthers furnished with glands at the end of the connective and at the base of the thecae. Furthermore, it is the only species with large rounded seeds. It has a distinctly decussate somewhat elongated umbel-shaped inflorescence.

Hemsley (1898) cited collections of Gerrard, Humblot, Baron and Curtis under his *T. elatus*. I have chosen a sheet of Curtis in Kew which is the base of the drawing accompanying the protologue.

Specimens examined. — Diego-Suarez : Forêts sublittorales entre Ambalobe et Ambohitralanana, Antalaha, 1967, *Capuron 27756 SF* (P) ; Distr. Antalaha, Cant. Ambohitralanana, 1953, *Silazy 5442 RN* (P). — Tamatave : Tampolo au N de Fenerive, 1957, *Capuron s.n.* (K, P, S) ; Fenerive, forêt de Tampolo, *Debray 1871* (P) ; Fenerive Est, 1912, *Perrier 9033* (P) ; Tampina (Tampani) au S de Tamatave, 1920, *Perrier 13257* (K, P) ; R.N. 2, Canton Amlohitalanan, Distr. Antalaha, 1953, *Saboureau 5442 RN* (P) ; Tamatave, environs d'Ivoloina, 1937, *Herb. Jard. Bot. Tananarive 3328* (P) ; Soanierana-Ivongo, 1949, *Service Eaux Forêts Madagascar 2378* (P).

Inexact or unidentified localities : North Madagascar, *Baron 6682* (K, P) ; Madagascar, *Chapelier 61* and *s.n.* (P, S) ; Madagascar, 1897, *Curtis s.n.* (K, P) ; Distr. de Fenerive, S de la rivière Azofo, 1909, *Geay 8939, 8955, 8957, 9059* (P) ; Madagascar, *Gerrard ?43* (K) ; *Humblot 7* (K, LD, P, S) ; *S. loc.*, 1920, *Perrier 13257* (P) ; Madagascar, *Herb. Drake s.n.* (P) ; Madagascar, *Herb. Richard s.n.* (P) ; *S. loc., Herb. du Petit-Thouars s.n.* (P).

EXCLUDED TAXA

Tachiadenus continentalis Baker (1895 : 70) = **Belmontia teuszii** Schinz. This species, though much resembling the genus in habit, is not a *Tachiadenus*. It has a short and bilocular ovary. It furthermore differs in the morphology of the calyx and by having longer filaments, an accentuated coronula at the filament bases and a large broad appendix at the anther apex.

Tachiadenus mechowianus (Vatke ex Schinz) Hill (1908 : 337) = not *Tachiadenus*. The type specimen (*Mechow 503* in Zurich) is not a *Tachiadenus*. It has a short and bilocular ovary as in *Exacum, Ornichia* and *Sebaea*, without nerves at the only shortly coales-

cent calyx lobes as in *Sebaea*, and the anthers are adhering to each other by large papillae along the margins as found in *Ornichia*.

Tachiadenus parviflorus Baker (1897 : 274) = **Cataranthus lanceus** (Bojer) Pichar.

Tachiadenus trinervis (Desr.) Griseb. (1839 : 201) = **Ornichia trinervis** (Desr.) Klack.

ACKNOWLEDGEMENTS : I am grateful to Dr R. HOOGLAND for valuable comments on the manuscript and revising the English text. I also want to thank the Director and the Staff of the Laboratoire de Phanérogamie at the Muséum national d'Histoire naturelle in Paris, where this study has been performed, for kindly receiving me and providing me with all necessary working facilities. This research was supported by the Swedish Natural Science Research Council.

REFERENCES

BAKER, J. G., 1882. — Contributions to the Flora of Central Madagascar. *J. Bot.* 20 (11 in New Series) : 169-173.

BAKER, J. G., 1895. — « 163 Tachiadenus continentalis ». *In* Diagnoses Africanae 4. Auct. div. *Bull. Misc. Inform.* 9, Kew, pp. 63-75 (*p.p.*).

BAKER, J. G., 1897. — « 520 Tachiadenus parviflorus ». *In* Diagnoses Africanae 10. Auct. div. *Bull. Misc. Inform.* 11, Kew, pp. 243-300 (*p.p.*).

BENTHAM, G. & HOCKER, J. D., 1876. — *Genera Plantarum* 2 (2). London.

DESROUSSEAUX, M., 1789. — Lysianthe. *In* LAMARCK, J. B. DE (ed.), *Encyclopédie méthodique. Botanique* 3. Paris, pp. 658-662.

ELLIOT, G. F. S., 1891. — New and little-known Madagascar Plants. *J. Linn. Soc., Bot.* 29 (197) : 1-67.

GILG, E., 1895. — Gentianaceae. *In* ENGLER, A. & PRANTL, K. (eds.), *Die naturlichen Pflanzenfamilien* 4 (2), Leipzig, pp. 50-180.

GRISEBACH, A. H. R., 1839. — *Genera et species Gentianearum*. Stuttgart.

GRISEBACH, A. H. R., 1845. — Gentianaceae. *In* CANDOLLE, A. P. DE, *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* 9, Paris, pp. 39-141.

HEMSLEY, W. B., 1898. — Tachiadenus elatus, *Hook. Ic. Pl.* 6 (3) : *tab. 2554*

HENNIG, W., 1966. — *Phylogenetic systematics*. Urbana, Chicago and London.

HILL, A. W., 1908. — Notes on Sebaea and Exochaenium. *Bull. Misc. Inform.* 22, Kew, pp. 317-340.

HOLMGREN, P. K., KEUKEN, W. & SCHOFIELD, E., 1981. — *Index herbariorum* 1. The herbaria of the world. Ed. 7. *Regn. Veg.* 106 : 1-452.

HUMBERT, H., 1955. — Les territoires phytogéographiques de Madagascar. *Année biol.*, ser. 3, 31 : 439-448.

HUMBERT, H., 1963. — Les Gentianacées de Madagascar. *Adansonia*, ser. 2, 3 (3) : 343-351.

KLACKENBERG, J., 1985. — The genus Exacum (Gentianaceae). *Opera Botanica* 84 : 1-144.

KLACKENBERG, J., 1986. — The new genus Ornichia (Gentianaceae) from Madagascar. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 8, sect. B, *Adansonia*, n° 2 : 195-206.

MARAIS, W., 1961. — Belmontia and Exochaenium synonymous with Sebaea. *In* MARAIS, W. & VERDOORN, I. C., Notes and New Records of African Plants, Gentianaceae. *Bothalia* 7 (3) : 458-464.

PFEIFFER, L., 1874. — *Nomenclator botanicus* 2. Kassel.

ROEMER, J. J. & SCHULTES, J. A., 1819. — *Systema Vegetabilium* 4. Stuttgart.

WHITE, F., 1983. — *The vegetation of Africa*. Paris, Unesco.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 81-93.

Anatomie florale de *Meiocarpidium* Engler & Diels *(Annonaceae-Unoneae)*

T. Deroin

Résumé : L'anatomie florale du genre africain *Meiocarpidium* Engler & Diels montre que la vascularisation réceptaculaire est caractérisée par l'extrême condensation d'un système cortical d'origine exclusivement périanthaire, et par l'insertion sur deux niveaux des trente faisceaux irriguant l'androcée. La nervation des pièces périanthaires est de type bractéal. L'étamine reçoit une seule trace et présente à sa base un dispositif facilitant l'abscission, que l'on peut appeler « épaississement abscissial ». Le carpelle non pelté, à cinq traces, montre une vascularisation basale complexe. Les ovules sont irrigués par des traces en apparence issues du faisceau médian. Cette étude met en évidence les affinités magnoliacéennes de ce genre, et ainsi son caractère relativement primitif parmi les *Annonaceae*. La vascularisation florale de *Meiocarpidium* permet d'autre part de mieux comprendre l'évolution du système cortical annonacéen.

Summary : The floral anatomy of the african monospecific genus *Meiocarpidium* Engler & Diels was studied. The receptacular vasculature is characterized by extreme condensation of a cortical system wholly composed of the perianth traces, and by the presence of two levels of about fifteen bundles each supplying the androecium. The stamen receives a single trace and includes a basal abscission device named by the author : " abscission thickening ". The epeltate carpel is a 5-trace structure and shows a complex vasculature at its base. Ovules are supplied by traces seemingly branching from the median bundle. This study emphasizes the magnoliacean affinities of this genus and consequently, its relative primitiveness among the *Annonaceae*. Moreover the floral vasculature of *Meiocarpidium* allows a better understanding of the evolution of the annonacean cortical system.

Thierry Deroin, Laboratoire de Phytomorphologie de l'E.P.H.E., Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Le genre *Meiocarpidium* contient une seule espèce, *M. lepidotum* Engler & Diels, répandue dans les forêts primaires de la Guinée Bissau, du Cameroun et du Gabon (Le Thomas, 1969). La morphologie florale externe est caractéristique de celle de la famille : le périanthe est à trois cycles trimères, les sépales sont réduits (5 mm de longueur environ), tandis que les pétales sont à peu près quatre à cinq fois plus grands, et présentent tous une même forme ovale à sommet aigu. Les étamines trapues, très nombreuses, à déhiscence extrorse, forment un androcée cyclique compact. Les carpelles sont peu nombreux (3 à 5 d'après Fries, 1958 ; nombre de 4 toujours observé). Les pièces florales s'insèrent sur un réceptacle hémisphérique. Le pollen, hétéropolaire monosulqué, à structure grenue peu différenciée, représente un type considéré comme primitif dans la famille (Le Thomas, 1981, 1984) et à l'intérieur des Magnoliales (Walker & Skvarla, 1975).

Jusqu'à présent, la vascularisation florale de très peu de genres d'Annonacées a été

observée (SMITH, 1928 ; OZENDA, 1949 ; COLEMAN, 1966 ; KRAMER, 1969). Pour comprendre la variation structurale de la fleur, et son évolution, il est indispensable d'élargir ces études à un plus grand nombre de genres. Chez *Meiocarpidium*, on a pu déceler en effet des caractères originaux permettant d'argumenter sa position systématique et de présenter un modèle d'évolution vasculaire montrant un lien avec les *Magnoliaceae*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les 9 fleurs étudiées (fixateur : F.A.A.) ont été récoltées au Cameroun par J.-F. VILLIERS (*J.-F. Villiers 633*, P) au bord de la rivière Bango près de Moloundou (environ 2° N, 15°44′ E). Deux fleurs ont été incluses dans la paraffine (Pf : 70° C), coupées à 10 μm d'épaisseur et colorées par la combinaison : safranine, violet cristal, vert lumière (GERLACH, 1984). Les autres fleurs ont été coupées à la main. Les sections sériées obtenues ont été éclaircies par le chlorallactophénol, puis montées à la glycérine gélatinée, et ont servi à étudier la vascularisation du réceptacle. La nervation des pièces périanthaires a été observée sur une fleur de l'Herbier du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (*Zenker 3027*, Cameroun, P), éclaircie par le chlorallactophénol. Les préparations obtenues sont conservées au Laboratoire de Phytomorphologie de l'E.P.H.E., au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, sous les numéros : CT 8, CT 41, CM 4, CM 5, CM 8, CM 14, CM 15, CM 16 et CM 17. Les dessins ont été exécutés à la chambre claire.

OBSERVATIONS

VASCULARISATION DU RÉCEPTACLE

Le pédicelle floral contient un cylindre central formé d'une quarantaine de faisceaux libéro-ligneux. Huit faisceaux corticaux (Fc) — nombre constant pour sept fleurs observées en coupe transversale — présentant une structure vasicentrique ou superposée s'en détachent (Pl. 1, *1*). Ils se fragmentent très vite dans l'écorce, formant une couronne irrégulière qui double la stèle (Pl. 1, *2-4*) et constitue un véritable système cortical (Sc). Celui-ci irrigue les pièces périanthaires.

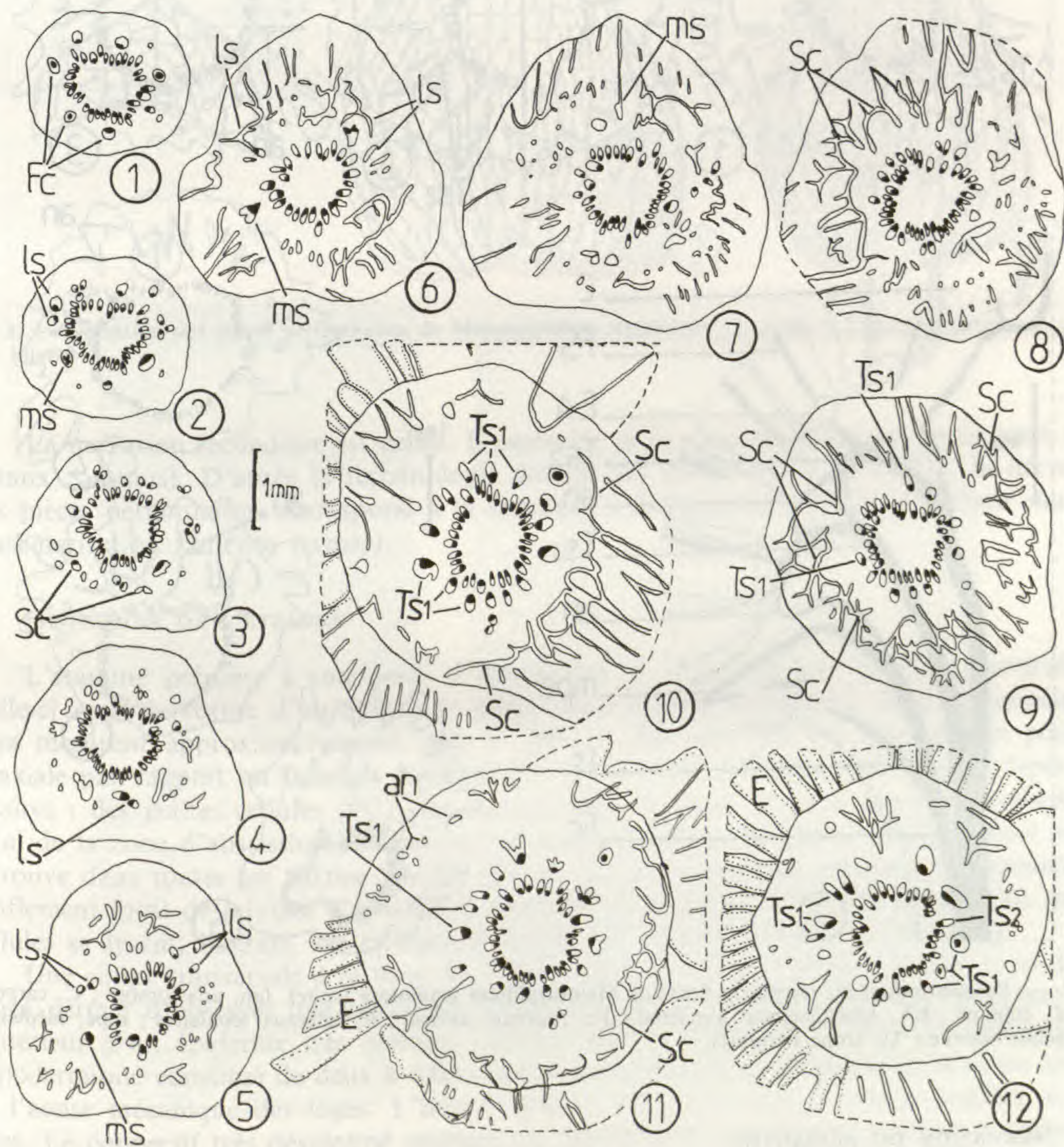
Les sépales possèdent trois traces : on peut y reconnaître les latéraux (ls), soudés dans le pédicelle, et les médians (ms), plus ou moins individualisés (Pl. 1, *4-7*). Au-dessus, la vascularisation des pétales est extrêmement confuse (Pl. 1, *8-11*) et le nombre des traces de chaque pièce ne peut être rigoureusement défini. Après le départ des pétales internes le système cortical s'épuise en émettant de minces faisceaux périphériques corticaux (Pl. 1, *11*, an).

Au niveau de l'insertion des pétales une seconde couronne, constituée d'une quinzaine de faisceaux (Ts : « troncs staminaux ») émet des ramifications vers les étamines (Pl. 1, *9-12*, Ts 1, E). Au-dessus, une troisième couronne de faisceaux se détache de la stèle, similaire à la précédente par sa constitution et son rôle (Pl. 1, *12* ; 2, *1-3*, Ts 2). Les troncs staminaux forment un réseau périphérique où s'insèrent les traces staminales. Au sommet du réceptacle, peu avant le départ de la vascularisation carpellaire, ce réseau se raccorde à la stèle par de minces anastomoses (Pl. 2, *4-6*, an).

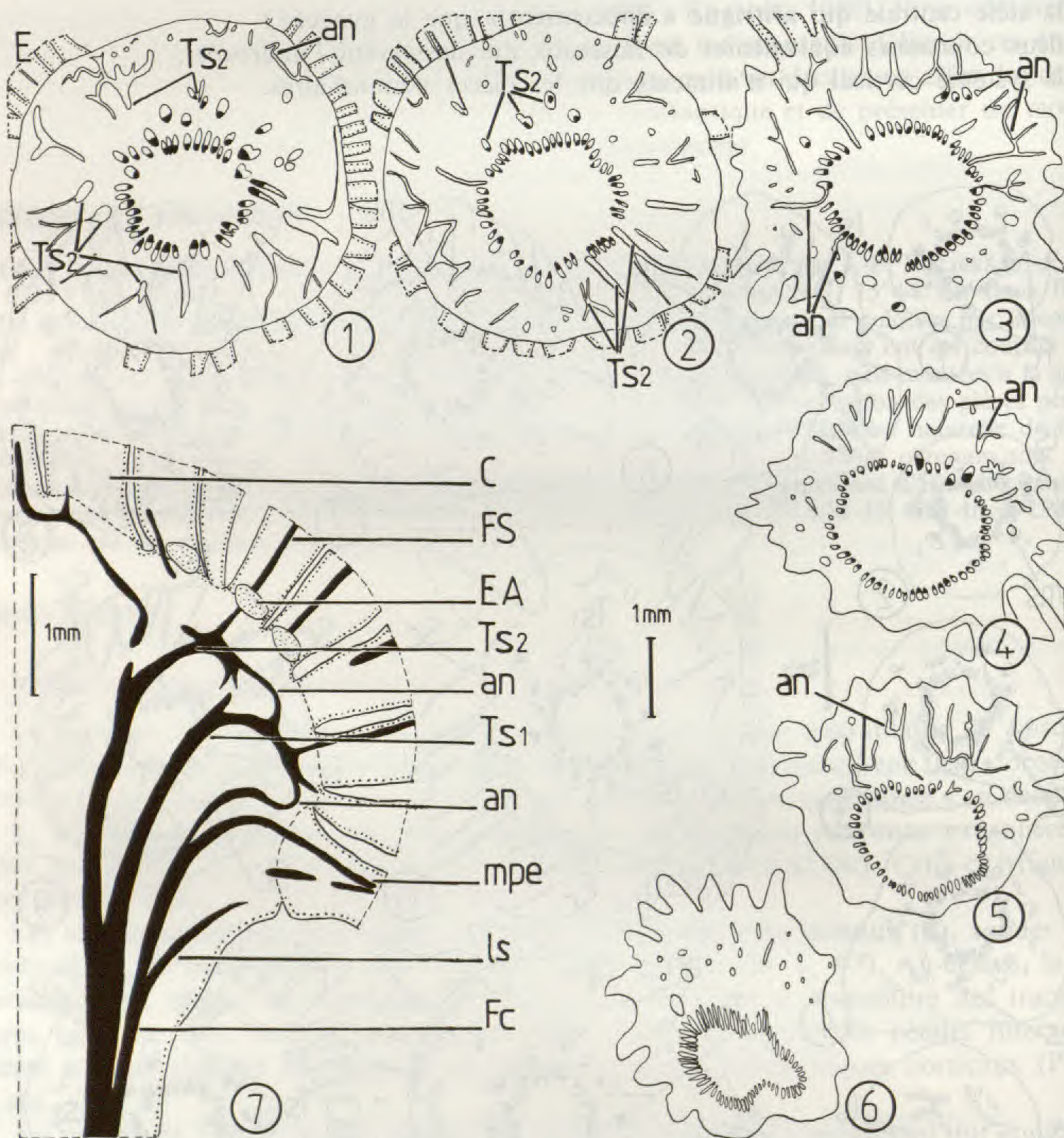
Une coupe longitudinale de la fleur résume l'ensemble de cette description (Pl. 2, *7*).

Ainsi, la vascularisation du réceptacle paraît constituée d'une superposition de quatre systèmes vasculaires fondamentalement indépendants, mais reliés par des anastomoses périphériques :

— la stèle centrale qui n'irrigue « directement » que le gynécée ;
— deux couronnes équivalentes de faisceaux qui desservent l'androcée ;
— le système cortical qui n'alimente que les pièces périanthaires.



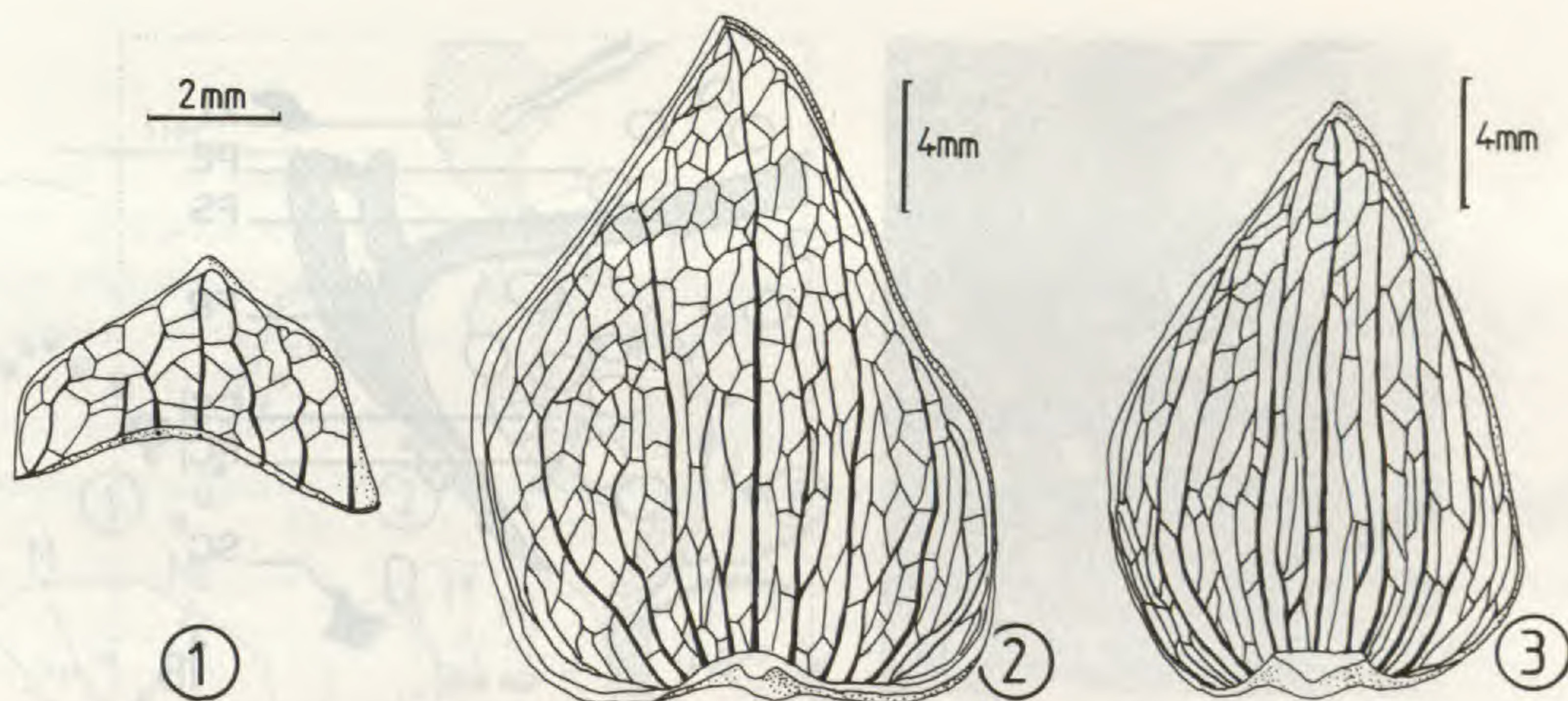
Pl. 1. — Vascularisation du réceptacle floral de **Meiocarpidium lepidotum**. (an, anastomose ; E, étamine ; Fc, faisceaux corticaux ; ls, latéraux sépalaires ; Sc, système cortical ; Ts, tronc staminal).



Pl. 2. — Vascularisation du réceptacle floral de **Meiocarpidium lepidotum** (suite). (an, anastomose ; C, carpelle ; E, étamine ; EA, épaississement abscissial ; Fc, faisceau cortical ; ls, latéraux sépalaires ; mpe, médian du pétale externe ; Ts, tronc staminal).

Nervation du périanthe

Malgré les différences de taille des sépales et des pétales, ceux-ci présentent une nervation fondamentalement identique. Les faisceaux principaux sont quasi-parallèles, au nombre de sept pour les sépales (Pl. 3, *1*), huit ou neuf pour les pétales externes et internes (Pl. 3, *2, 3*), équivalents à la limite supérieure du nombre de traces.



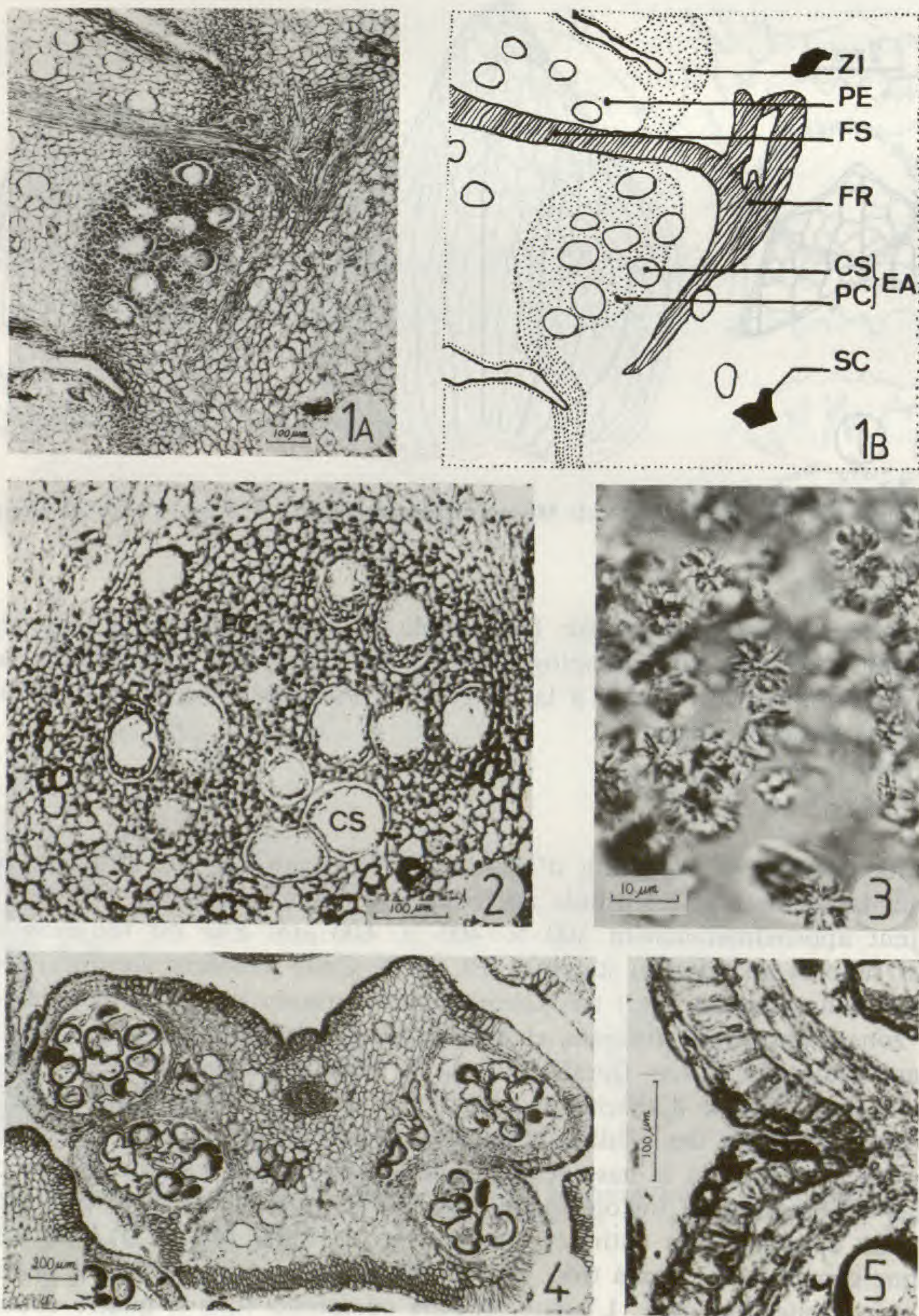
Pl. 3. — Nervation des pièces périanthaires de **Meiocarpidium lepidotum** : **1**, sépale ; **2**, pétale externe ; **3**, pétale interne.

La nervation secondaire est dense. L'ensemble de la vascularisation est fermé (arcs marginaux continus). D'après la terminologie définie par Daumann et al. (1970), la nervation des pièces périanthaires correspond à la structure « *fasciculatio vasorum flabellata clausa* » (vascularisation flabellée fermée).

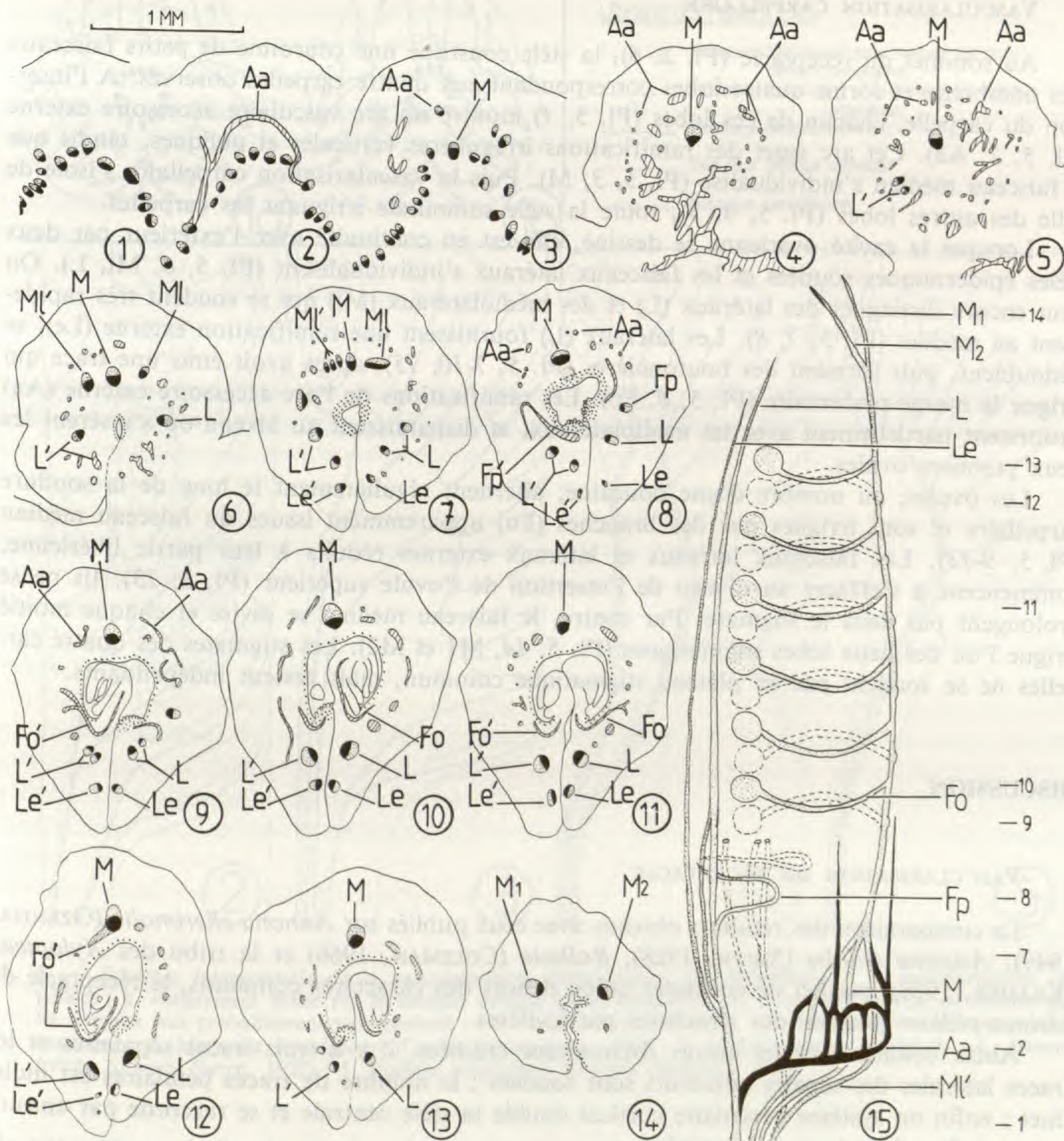
Histologie de l'étamine

L'étamine présente à son point d'attache sur le réceptacle une structure particulière. Celle-ci revêt la forme d'un ellipsoïde aplati dans le plan d'insertion, dont les principaux axes mesurent approximativement 300 × 400 × 600 μm. Elle est toujours en position abaxiale par rapport au faisceau staminal (Pl. 4, *1*). Cette structure montre deux types cellulaires : des petites cellules (PC) très chromophiles formant un tissu compact semblable à celui de la zone d'abscission normale, et de grandes cellules sécrétrices (CS), comme on en retrouve dans toutes les parties florales (Pl. 4, *2*). Cette structure représente clairement un renflement local de la zone d'abscission normale. A un stade floral plus avancé, les petites cellules se lysent, libérant des cristaux d'oxalate de calcium en oursins (Pl. 4, *3*).

Une coupe tranversale à la base des loges polliniques d'une étamine proche de la déhiscence permet d'observer une histologie diversifiée (Pl. 4, *4*). On trouve de l'extérieur vers l'intérieur : un épiderme très cutinisé, continu sur les loges (Pl. 4, *5*) ; un sclérenchyme hypodermique constitué de deux à trois strates cellulaires, en continuité avec la strate unique de l'assise mécanique des loges. L'assise tapélale comprend trois à quatre couches de cellules. Le connectif très développé contient un parenchyme à cellules sécrétrices et scléreuses dispersées. Une région en croissant plus ou moins collenchymateuse entoure le faisceau staminal unique, amphicribral, qui se ramifie de manière dichotomique au sommet du connectif.



Pl. 4. — Histologie de l'étamine de **Meiocarpidium lepidotum** : **1**, épaississement abscissial en coupe longitudinale ; **2**, épaississement abscissial en coupe transversale ; **3**, cristaux d'oxalate de calcium dans un épaississement âgé (écrasement) ; **4**, coupe transversale de l'étamine à la base des loges polliniques ; **5**, détail du stomium, noter l'épiderme très cutinisé (CS, cellule sécrétrice ; FR, faisceau réceptaculaire ; FS, faisceau staminal ; EA, épaississement abscissial ; PC, parenchyme cristalligène à petites cellules ; PE, parenchyme staminal ; SC, amas scléreux ; ZI, zone abscissiale intermédiaire normale).



Pl. 5. — Vascularisation du carpelle de **Meiocarpidium lepidotum** : **1-14**, coupes transversales ascendantes du carpelle ; **15**, reconstitution avec indication des niveaux de sections (à droite sur la figure). (Aa, arc vasculaire accessoire, représenté en noir sur la fig. 15 ; Fo, trace ovulaire ; Fp, faisceau placentaire ; L, faisceau latéral ; Le, faisceau latéral externe ; M, faisceau médian).

Vascularisation carpellaire

Au sommet du réceptacle (Pl. 2, *6*), la stèle constitue une couronne de petits faisceaux très nombreux et forme quatre lobes correspondant aux quatre carpelles observés. A l'insertion du carpelle, chacun de ces lobes (Pl. 5, *1*) montre un arc vasculaire accessoire externe (Pl. 5, *2*, Aa). Cet arc émet des ramifications irrégulières verticales et obliques, tandis que le faisceau médian s'individualise (Pl. 5, *3*, M). Puis la vascularisation carpellaire s'isole de celle des autres lobes (Pl. 5, *4, 5*), toute la stèle sommitale irriguant les carpelles.

Lorsque la cavité ovarienne se dessine, elle est en continuité avec l'extérieur par deux stèles épidermiques soudées et les faisceaux latéraux s'individualisent (Pl. 5, *6*, Ml, L). On peut encore distinguer des latéraux (L) et des médiolatéraux (Ml) qui se soudent très rapidement au médian (Pl. 5, *7, 8*). Les latéraux (L) fournissent une ramification externe (Le), se dédoublent, puis forment des boutonnières (Pl. 5, *7-10, 15*), après avoir émis une trace qui irrigue la marge placentaire (Pl. 5, *8*, Fp). Les ramifications de l'arc accessoire externe (Aa) fusionnent partiellement avec les médiolatéraux, et disparaissent au niveau où s'insèrent les deux premiers ovules.

Les ovules, au nombre d'une douzaine, alternent régulièrement le long de la soudure carpellaire et sont irrigués par des branches (Fo) apparemment issues du faisceau médian (Pl. 5, *9-13*). Les faisceaux latéraux et latéraux externes réduits à leur partie libérienne, commencent à s'effacer au niveau de l'insertion de l'ovule supérieur (Pl. 5, *13*). Ils ne se prolongent pas dans le stigmate. Par contre, le faisceau médian se divise et chaque moitié irrigue l'un des deux lobes stigmatiques (Pl. 5, *14*, M1 et M2). Les stigmates des quatre carpelles ne se soudent pas en plateau stigmatique commun, mais restent indépendants.

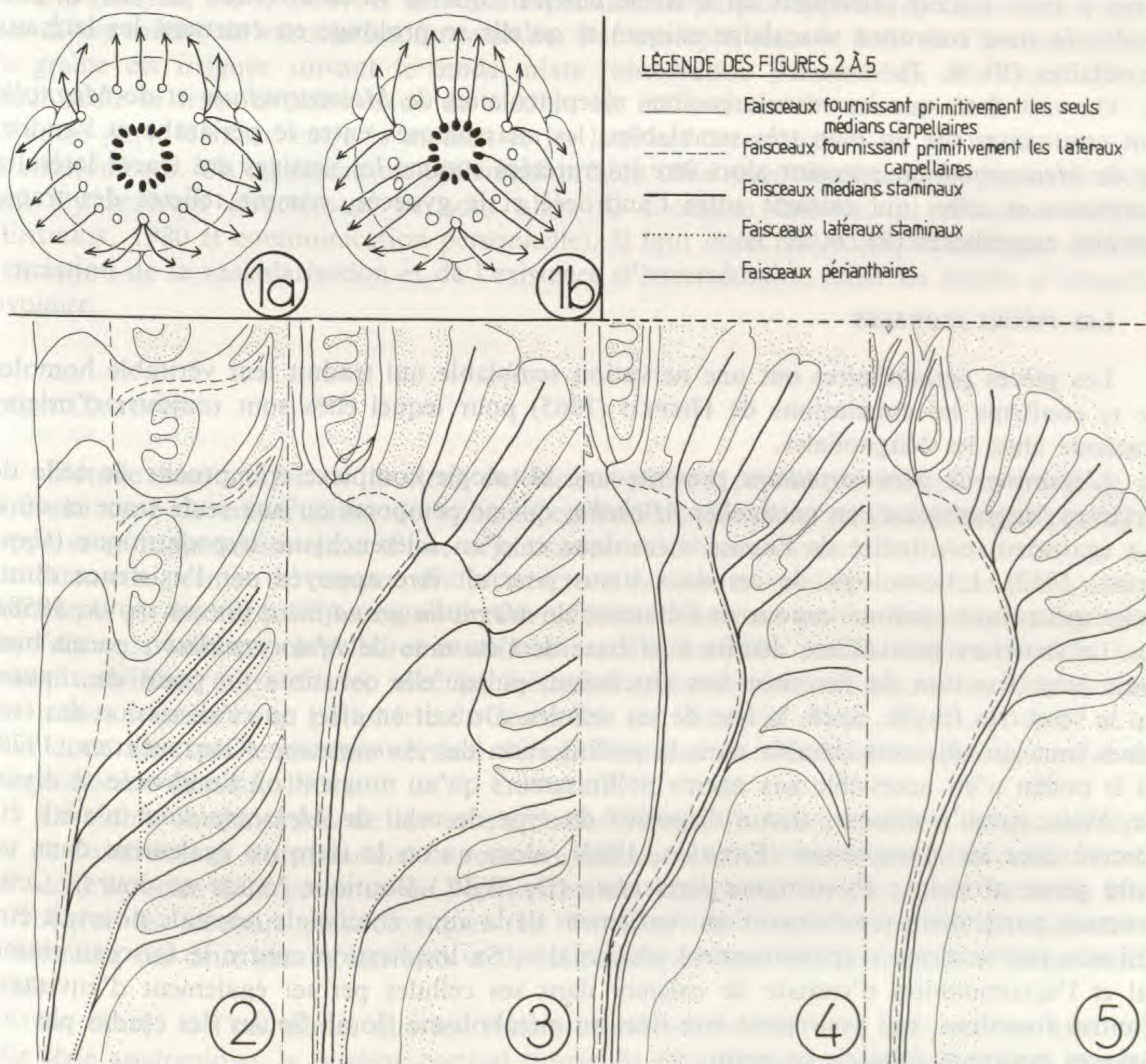
DISCUSSION

Vascularisation du réceptacle

La comparaison des résultats obtenus avec ceux publiés sur *Annona cherimolia* (Ozenda, 1949), *Asimina triloba* (Smith, 1928), *Rollinia* (Coleman, 1966) et la tribu des *Xylopieae* (Kramer, 1969), permet de constater qu'en dehors des caractères communs, le réceptacle de *Meiocarpidium* possède des structures particulières.

Ainsi, comme chez les autres *Annonaceae* étudiées, il y a trois traces sépalaires et les traces latérales des sépales adjacents sont soudées ; le nombre de traces pétalaires est indistinct ; enfin un système vasculaire cortical double la stèle centrale et se raccorde par anastomoses à l'extrême base du gynécée.

En revanche, la vascularisation des pétales dérive entièrement du système cortical, alors que dans les autres *Annonaceae* connues les traces médianes sont issues de la stèle centrale et le système cortical n'émet que les latérales (Pl. 6, *1a, 1b*). D'autre part, chez *Meiocarpidium*, le système cortical est construit par la fusion des seules périanthaires, tandis qu'il incorpore partiellement les traces staminales chez *Asimina triloba*, et totalement chez *Annona cherimolia, Rollinia* et les *Xylopieae* (Pl. 6, *3-5*). La vascularisation indépendante



Pl. 6. — Schémas interprétatifs de la vascularisation réceptaculaire des *Annonaceae* : **1**, vascularisation des pétales ; a, entièrement émise par le système cortical (*Meiocarpidium*) ; b, le système cortical ne fournit que les latéraux (cas probablement plus général) ; **2-5**, vascularisations florales en coupes longitudinales (très schématisées) ; 2, *Magnolia grandiflora* (d'après SKVORTSOVA, 1958) ; 3, *Meiocarpidium lepidotum* ; 4, *Asimina triloba* (d'après SMITH, 1928) ; 5, *Rollinia emarginata* (d'après COLEMAN, 1966).

du périanthe et de l'androcée dans le réceptacle de *Meiocarpidium* apparaît être un caractère original qui n'avait pas encore été souligné chez les *Annonaceae* mais qui pourrait être également présent chez *Piptostigma* (étude en cours).

Cette organisation est très comparable à celle de *Magnolia grandiflora* (SKVORTSOVA, 1958) où les traces périanthaires sont totalement issues d'un système cortical et les médians des étamines également rattachés à des troncs vasculaires communs (Pl. 6, *2*) issus de la stèle centrale. Cependant, chez *Magnolia*, on note qu'il existe des latéraux staminaux (éta-

mines à trois traces) provenant du système cortical, que la vascularisation est encore plus condensée (une couronne vasculaire unique) et qu'elle se prolonge en émettant les latéraux carpellaires (Pl. 6, *2*).

On voit donc que les vascularisations réceptaculaires de *Meiocarpidium* et de *Magnolia* sont construites sur un plan très semblables, les anastomoses entre le périanthe et l'androcée de *Meiocarpidium* pouvant alors être interprétées comme les vestiges des traces latérales staminales et celles qui existent entre l'androcée et le gynécée, comme relictes des traces latérales carpellaires (Pl. 6, *2, 3*).

LES PIÈCES FLORALES

Les pièces périanthaires ont une nervation semblable qui traduit leur véritable homologie et confirme les conclusions de HIEPKO (1965) pour lequel elles sont toujours d'origine bractéale chez les Magnoliales.

L'étamine de *Meiocarpidium* présente une histologie complexe très proche de celle de certaines *Magnoliaceae*, en particulier *Michelia*, qui ne comporte qu'une seule trace et où il y a également continuité de l'assise mécanique et d'un sclérenchyme hypodermique (CANRIGHT, 1952). L'homologie de ces deux tissus pourrait être appuyée par l'existence d'une assise mécanique continue autour de l'étamine de *Magnolia grandiflora* (SKVORTSOVA, 1958).

La structure particulière décrite à la base de l'étamine de *Meiocarpidium*, paraît bien avoir pour fonction de favoriser son abscission, puisqu'elle constitue un point de rupture qui la rend très fragile, après la lyse de ses cellules. On sait en effet que l'abscission des étamines joue un rôle considérable dans la pollinisation des *Annonaceae* (GOTTSBERGER, 1970) où le pollen n'est accessible aux agents pollinisateurs qu'au moment où l'androcée se dissocie. Mais, jusqu'à présent, aucun dispositif du type de celui de *Meiocarpidium* n'avait été observé chez les *Annonaceae* (ENDRESS, 1985), alors qu'on le retrouve également dans un autre genre africain : *Piptostigma fasciculata* (De Wild.) Boutique (étude en cours). Cette structure particulière représentant un renflement de la zone abscissiale normale pourrait être désignée par le terme « épaississement abscissial ». Sa localisation contre le faisceau staminal et l'accumulation d'oxalate de calcium dans ses cellules permet également d'envisager d'autres fonctions, qui pourraient être liées au métabolisme floral. Seules des études physiologiques pourront éclaircir ce point.

Les carpelles, très peu nombreux, ne montrent aucune trace de peltation comme chez la plupart des *Annonaceae* (LEINFELLNER, 1969). On peut ainsi les rapprocher des carpelles du groupe « *Eupomatiaceae — Himantandraceae — Magnoliaceae* » (ENDRESS, 1977). Leur vascularisation basale complexe (arc vasculaire externe, « boutonnières ») pourrait être en liaison avec la disparition des faisceaux corticaux fournissant les latéraux carpellaires (Pl. 6, *2, 3*). Il semble s'individualiser cinq faisceaux que l'on peut considérer comme traces. Les traces ovulaires dérivent du faisceau médian comme chez quelques autres *Annonaceae* : *Cananga odorata* (PERIASAMY & SWAMY, 1956), *Isolona campanulata* et *Monodora brevipes* (DEROIN, 1985), *Saccopetalum tomentosum* (SASTRI, 1957), ainsi que chez certaines *Magnoliaceae* comme *Liriodendron* (CANRIGHT, 1960). Par contre, chez *Asimina triloba* (SMITH, 1928) et *Rollinia emarginata* (COLEMAN, 1966), elles proviennent des faisceaux latéraux. Il existe également des cas mixtes (traces ovulaires de double origine latérale et médiane) qui concernent certaines espèces des genres *Annona, Artabotrys, Goniothalamus, Polyalthia* et

Uvaria (SASTRI, 1957, 1959). Il convient cependant de ne pas opposer de façon trop absolue ces divers modes de vascularisation ovulaire. Par exemple, dans le fruit de *Cananga odorata* la graine est irriguée suivant le mode mixte (observation personnelle), alors que dans la fleur seule la trace ovulaire issue du médian est différenciée (PERIASAMY & SWAMY, 1956). D'autre part, il existe entre le médian et les latéraux carpellaires tout un réseau complexe d'anastomoses. Un tel réseau est également présent chez *Austrobaileya* et les traces ovulaires qui s'y insèrent directement ne sont alors ni d'origine latérale, ni d'origine médiane (ENDRESS, 1980 et communication personnelle). Il faut donc tenir compte du degré de différenciation de la vascularisation et de l'existence d'intermédiaires entre les modes d'irrigation ovulaire.

CONCLUSIONS

L'étude anatomique de la fleur de *Meiocarpidium* permet de mettre en évidence un nouveau type de construction du système cortical annonacéen, particulièrement peu développé et se rapprochant donc d'une organisation de *Magnoliaceae*. D'un autre côté, sa faible extension permet de comprendre la structure des autres systèmes corticaux annonacéens qui aurait pu être acquise au cours de l'évolution, d'une part par la disparition progressive des faisceaux latéraux carpellaires et staminaux, d'autre part par la concrescence des faisceaux staminaux entre eux et avec les faisceaux périanthaires, conduisant au déplacement des troncs staminaux en périphérie du réceptacle (cf. *Rollinia*, Pl. 6, *5*). En ce sens, on ne peut donc dire que le système cortical des *Annonaceae* soit moins développé que celui des *Magnoliaceae* (EAMES, 1961).

La faible condensation de la vascularisation florale de *Meiocarpidium* (irrigation séparée de l'androcée et du périanthe) se retrouve également chez *Piptostigma fasciculata* où elle est aussi associée à la présence de l'épaississement abscissial. Ces caractères viennent ainsi corroborer les résultats palynologiques (LE THOMAS, 1981) qui ont permis de rapprocher étroitement ces deux genres africains et de les regrouper dans une même tribu (HESSE et al., 1985).

En outre, si l'on admet que les concrescences vasculaires sont irréversibles dans une telle série anatomique, le système cortical simple de *Meiocarpidium* apparaît comme primitif par rapport à ceux plus complexes d'*Asimina* ou de *Rollinia*. On ne peut donc pas parler chez les *Annonaceae*, de structure en voie de réduction (OZENDA, 1949).

Ainsi, la structure du système cortical de *Meiocarpidium* permet d'établir une série évolutive continue entre le modèle magnoliacéen et ceux rencontrés chez les *Annonaceae*.

REMERCIEMENTS : Je remercie particulièrement M. le Professeur P. MORAT qui m'a autorisé à étudier les échantillons de l'Herbier du Muséum de Paris ainsi que M^me^ LE THOMAS qui m'a communiqué les fleurs en F.A.A. et m'a conseillé pour la rédaction de ce travail. Je remercie également MM. P. K. ENDRESS (Zürich) et D. BARABÉ (Montréal) qui ont bien voulu relire cet article et me faire part de leurs remarques, ainsi que M. R. HOOGLAND qui a accepté de corriger le résumé en anglais.

BIBLIOGRAPHIE

CANRIGHT, J. E., 1952. — The comparative morphology and relationships of the Magnoliaceae. I — Trends of specialization in the stamens. *Amer. J. Bot.* 39 : 484-497.

CANRIGHT, J. E., 1960. — The comparative morphology and relationships of the Magnoliaceae. III — Carpels. *Amer. J. Bot.* 47 : 145-155.

COLEMAN, M., 1966. — Floral anatomy and morphology of Rollinia St. Hil. *Arq. Bot. Est. Sao Paulo* IV (2) : 45-51.

DAUMANN, E., CHRTEK, J., JIRASEK, V. & SLAVIKOVA, S., 1970. — Navrh terminologie pro usporadani cévnich svazku v korunnich listcich dvoudeloznych (résumé en allemand : Terminologie der Leitbündelanordnung in den Kronblättern der Dicotyledonen). *Preslia* 42 : 304-316.

DEROIN, T., 1985. — Contribution à la morphologie comparée du gynécée des Annonaceae-Monodoroideae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 7, section B, *Adansonia*, n° 2 : 167-176.

EAMES, A. J., 1961. — *Morphology of the Angiosperms*. Mac Graw-Hill, New York.

ENDRESS, P. K., 1977. — Ueber Blütenbau und Verwandschaft der Eupomatiaceae und Himantandraceae (Magnoliales). *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 90 : 83-103.

ENDRESS, P. K., 1980. — The reproductive structures and systematic position of the Austrobaileyaceae. *Bot. Jahrb.* 101 : 393-433.

ENDRESS, P. K., 1985. — Stamenabszission und Pollenpräsentation bei Annonaceae. *Flora* 176 : 95-98.

FRIES, R. E., 1958. — Annonaceae. *Nat. Pflanzenf.*, ed. 2, 17a, 2 : 1-171.

GERLACH, D., 1984. — *Botanische Mikrotechnik*, 3e éd. Thieme, Stuttgart.

GOTTSBERGER, G., 1970. — Beiträge zur Biologie von Annonaceae-Blüten. *Oesterr. Bot. Z.* 118 : 237-279.

HESSE, M., MORAWETZ, W. & EHRENDORFER, F., 1985. — Pollen Ultrastructure and Systematic Affinities of Anaxagorea (Annonaceae). *Pl. Syst. Evol.* 148 : 253-285.

HIEPKO, P., 1965. — Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth bei den Polycarpicae. *Bot. Jahrb.* 84 : 427-508.

KRAMER, D. W., 1969. — *Comparative anatomical studies in the Annonaceae-Xylopieae*. Thèse, Indiana, 135 p.

LEINFELLNER, W., 1969. — Ueber die Karpelle verschiedener Magnoliales. VIII — Ueberblick über alle Familien der Ordnung. *Oesterr. Bot. Z.* 117 : 107-127.

LE THOMAS, A., 1969. — Annonacées. *Flore du Gabon* 16, 369 p.

LE THOMAS, A., 1980-1981. — Ultrastructural characters of the pollen grains of the african Annonaceae and their significance for the phylogeny of primitive angiosperms. *Pollen et Spores* 22 (3-4) : 267-342 ; 23 (1) : 5-36.

LE THOMAS, A., 1984. — Evidences palynologiques sur l'origine des Annonaceae (Magnoliales). *Revue de Paléobiologie*, Genève, vol. spécial d'avril : 119-124.

OZENDA, P., 1949. — *Recherches sur les Dicotylédones apocarpiques*. Masson, Paris, 183 p.

PERIASAMY, K. & SWAMY, B., 1956. — The conduplicate carpel of Cananga odorata. *Journ. Arnold Arbor.* 37 : 366-372.

SASTRI, R. N., 1957. — The vascularization of the ovules in Saccopetalum tomentosum. *Curr. Sc.* 26 : 183.

SASTRI, R. N., 1959. — The vascularization of the carpel in some ranales. *New Phytol.* 58 : 306-309.

Skvortsova, N. T., 1958. — K anatomii cvetka Magnolia grandiflora L. (Anatomie florale de M. grandiflora, en russe). *Bot. Zurn. (Moscou).* 43 : 401-408.

Smith, G. H., 1928. — Vascular anatomy of ranalian flowers. II — Ranunculaceae (cont.), Menispermaceae, Calycanthaceae, Annonaceae. *Bot. Gaz.* 85 : 152-177.

Walker, J. W. & Skvarla, J. J., 1975. — Primitively columelless pollen : a new concept in the evolutionary morphology of angiosperms. *Science* 187 : 445-447.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 95-100.

Two new species of *Nesogordonia* (*Sterculiaceae*) from Madagascar

L. C. BARNETT

Summary : *Nesogordonia abrahamii* L. Barnett and *N. pachyneura* Capuron ex L. Barnett (*Sterculiaceae*) are described from Madagascar.

Résumé : *Nesogordonia abrahamii* L. Barnett et *N. pachyneura* Capuron ex L. Barnett (*Sterculiaceae*) sont décrits de Madagascar.

Lisa C. Barnett, Department of Botany, University of Texas at Austin, Austin, Texas 78713-7640, U.S.A.

The genus *Nesogordonia* Baillon (*Sterculiaceae*) comprises eighteen species of forest trees of the Old World tropics. Fifteen species, of which two are described here, are endemic to Madagascar. African species were known originally under the name *Cistanthera* Schumann until CAPURON (1952) recognized that *Cistanthera* was indistinguishable from the Malagasy genus *Nesogordonia*. All *Nesogordonia* species are recognized readily by their fruit : a turbinate, woody, loculicidal capsule bearing winged seeds. The characteristic fruit and seed morphologies have been the principal basis for associating *Nesogordonia* with the *Helmiopsideae* Arènes, a tribe consisting of two other genera, *Helmiopsis* Perrier (8 species) and *Helmiopsiella* Arènes (4 species), both of which are restricted to Madagascar. Species of *Nesogordonia* are distinguished from the other members of the *Helmiopsideae* by several features, including fleshy petals and staminodes ; laminar stamens in five separate fascicles that are free from the staminodes ; subapical placentae ; five connate styles ; stigmas fleshy and conical with a recurved stigmatic surface ; seeds with inferior wings ; entire, conduplicate cotyledons ; and reticulate pollen.

Herbarium studies at the Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris (P), and the Herbier des Eaux et Forêts in Antananarivo, Madagascar (TEF), allowed the author to discover material of two new species of *Nesogordonia* while preparing a monograph of the genus.

Nesogordonia abrahamii L. Barnett, *sp. nov.*

Arbor foliis obovatis, 1.5-5 cm longis, 1.3-3 cm latis, domatiis axillaribus ; inflorescentiis 1-2-floribus ; petalis 13-15 mm longis, 8-10 mm latis ; staminibus fertilibus 20, staminibus exterius 15 in fasciculis 5 dispositis, staminibus interior 5 liberis, staminodiis nullis.

TYPE : *Service Forestier 26864 SF* (holo-, P ; iso-, TEF).

Tree 10-15 m tall with straight, narrow bole ; young shoots tan, finely striate, densely stellate-pubescent, in age twigs glabrate, gray, bark wrinkled and knobby with prominent leaf scars. Leaves obovate, 1.7-4.8 cm long, 1.3-3 cm wide, base rounded, apex mucronate and truncate to retuse, margins entire, slightly undulate and revolute toward the apex, midvein and secondary veins raised below, lower surface of blades densely golden-brown stellate-pubescent, bearing domatia of long-armed stellate hairs in the axils of midrib and secondary veins, upper surface of blades sparsely stellate-pubescent. Petioles 3-7 mm long, stellate-pubescent. Stipules fugacious.

Inflorescences axillary, 1-2-flowered ; peduncles 20-35 mm long, densely stellate-pubescent, articulated 2-8 mm below the flower. Floral buds ovate, 13-14 mm long, 8-9 mm wide, densely stellate-pubescent. Calyx 5-lobed, united only at the base, lobes narrowly-elliptic, 13-17 mm long, 8-10 mm wide. Petals 5, obovate, 13-15 mm long, 8-10 mm wide. Stamens 20, external stamens 15 in fascicles of 3, internal stamens 5, free, laminar, 9-12 mm long ; anthers linear, 7-9 mm long. Pistil tomentose ; ovary 5-costulate, 2-3 mm tall, 3-4 mm wide ; styles 5, connate, 2-3 mm long ; stigma lobes 5, fleshy, 2-3.5 mm long.

Capsules woody, brown, densely stellate-pubescent, obconic, costulate toward the base, 35-46 mm long, 20-30 mm wide ; apex deeply concave, rim raised, either indistinct and rounded or well-defined and angular. Seeds 7-11 × 4-5 mm, seed-wings 12-20 × 8-9 mm.

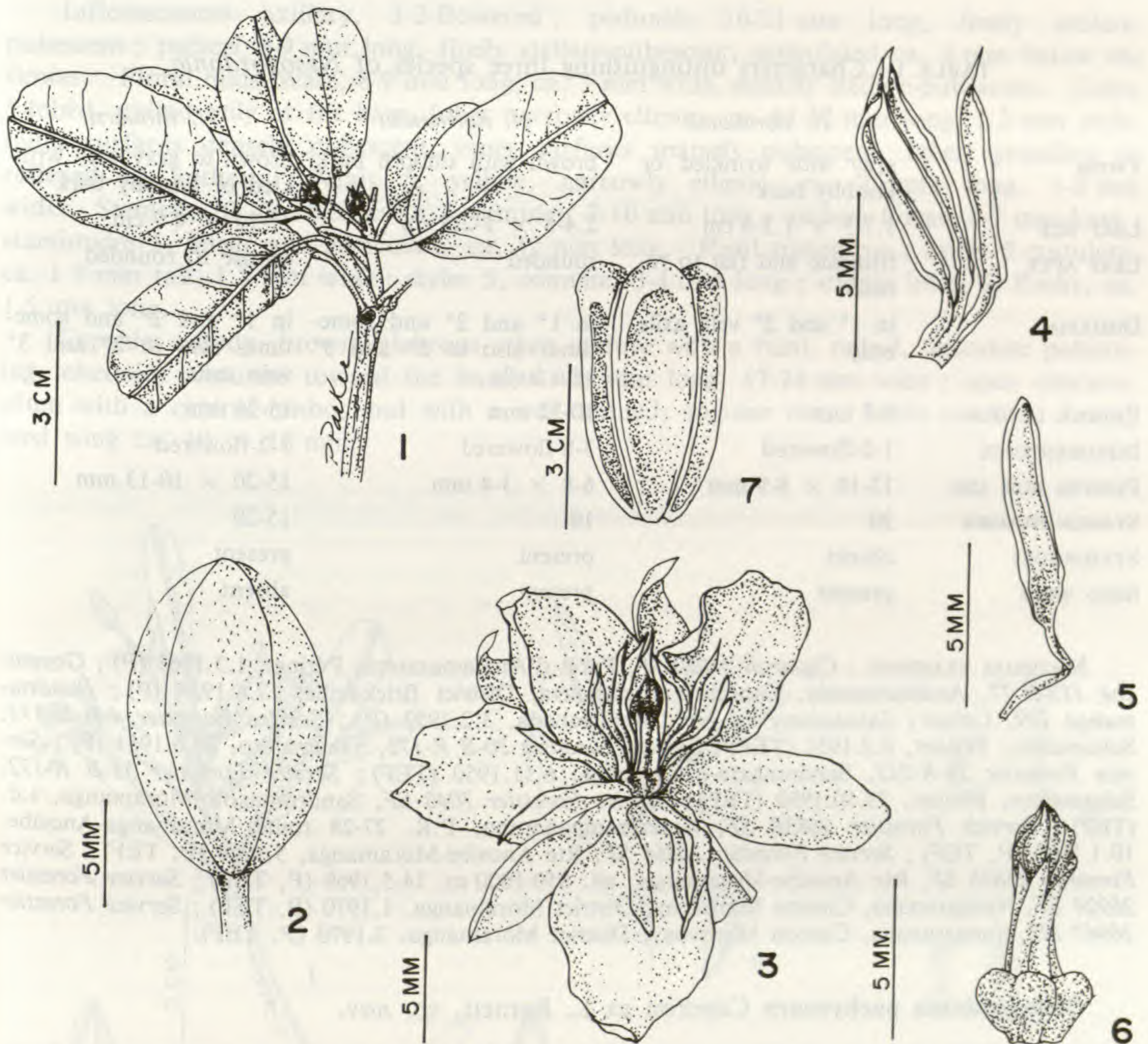
Nesogordonia abrahamii is unusual in bearing an internal whorl of 5 fertile stamens rather than an internal ring of 5 staminodes. Although this internal fertile whorl is a feature of only two other *Nesogordonia* species, *N. fertilis* Perrier and *N. ambalabeensis* Arènes, this fact should not be interpreted as evidence of close relationship among these three taxa.

Nesogordonia abrahamii seems to be most closely related to *N. thouarsii* (Baillon) Capuron. The two species share prominent and evenly-parallel secondary venation ; very conspicuous domatia ; short, stout petioles ; large flowers with ovate, coriaceous petals ; wrinkled, knobby, or gnarled bark on the twigs ; flowers solitary or paired ; and a variable capsule morphology that is, in general, concave at the apex with a raised and usually rounded rim. *Nesogordonia abrahamii* differs primarily in its much smaller leaves, absence of staminodes, and well-developed seed wing. (The seed wing of *N. thouarsii* is reduced, presumably an adaptation to water dispersal in the seasonally-flooded habitat of this species.)

Nesogordonia abrahamii had remained undescribed largely because it bears a superficial resemblance to *N. normandii* Capuron in terms of leaf size, shape, and pubescence, and has been consistently confused with that species. *Nesogordonia abrahamii, N. normandii*, and *N. thouarsii* can be differentiated readily on the basis of the characters listed in Table 1.

Nesogordonia abrahamii is restricted largely to moist, tropical forest of central-eastern Madagascar at approximately 1,000 m elevation, along the escarpment between the central plateau and the eastern coast.

The specific epithet honors Jean-Prospèr ABRAHAM, a botanist whose field expertise has contributed significantly to the knowledge of Malagasy plants.



Pl. 1. — **Nesogordonia abrahamii** L. Barnett : **1**, twig ; **2**, floral bud ; **3**, flower at anthesis ; **4**, fascicle of 3 outer stamens ; **5**, inner stamen ; **6**, gynoecium ; **7**, capsule. (1, *Service Forestier 20-B R-172*, P ; 2-6, *Service Forestier 26864 SF*, TEF ; 7, *Service Forestier 26838 SF*, P).

Common names for this species are generalized. However, the following names have been reported by various collectors : Fanondambo (*Randriamanga 139* ; *Service Forestier 26838 SF, 26864 SF, 26865 SF, 26924 SF, 26947 SF*) ; Mantaly (*Goyeniche 115-R-77*) ; Menavahatra- « red shrub » (*Service Forestier 29-R-212*) ; Tavia- « tree » (*Service Forestier 20-B R-172, 53-B R-172*).

TABLE 1 : Characters distinguishing three species of *Nesogordonia*.

	N. abrahamii	*N. normandii*	*N. thouarsii*
TWIGS	gray with wrinkled or knobby bark	brown with smooth bark	brown to gray with wrinkled or knobby bark
LEAF SIZE	1.7-5 × 1.3-3 cm	2.4-5 × 1-2.5 cm	11-20 × 4-7 cm
LEAF APEX	truncate and flat to retuse	rounded	obtuse to rounded
DOMATIA	in 1° and 2° vein axils only	in 1° and 2° and sometimes also in 2° and 3° vein axils	in 1° and 2° and sometimes also in 2° and 3° vein axils
PETIOLE LENGTH	3-7 mm	10-22 mm	15-20 mm
INFLORESCENCE	1-2-flowered	3-8-flowered	1-2-flowered
FLOWER BUD SIZE	13-14 × 8-9 mm	6-8 × 3-4 mm	15-20 × 10-13 mm
STAMEN NUMBER	20	10	15-20
STAMINODES	absent	present	present
SEED WING	present	present	absent

MATERIAL EXAMINED : *Capuron 24020 SF*, Forêt d'Analamazaotra, Périnet, 1.3.1965 (P) ; *Goyeniche 115-R-77*, Andriantantely, Canton Lohariandava, District Brickaville, 17.6.1954 (P) ; *Randriamanga 139*, Lohan'i Sahatenany au Nord de Beanana, 3.2.1952 (P) ; *Service Forestier 4-B R-172*, Sahamaloto, Périnet, 8.2.1951 (TEF) ; *Service Forestier 20-B R-172*, Sahamaloto, 22.6.1951 (P) ; *Service Forestier 29-R-212*, Sandrangato-Moramanga, 6.11.1950 (TEF) ; *Service Forestier 53-B R-172*, Sahamaloto, Périnet, 23.10.1950 (TEF) ; *Service Forestier 7040 SF*, Sandromagoto-Moramanga, s.d. (TEF) ; *Service Forestier 26838 SF*, Antetezampandrana, P.K. 27-28 route Moramanga-Anosibe, 10.1.1969 (P, TEF) ; *Service Forestier 26864 SF*, Rte Anosibe-Moramanga, 5.1969 (P, TEF) ; *Service Forestier 26865 SF*, Rte Anosibe-Moramanga, alt. 950-1000 m, 14.5.1969 (P, TEF) ; *Service Forestier 26924 SF*, Nangaranana, Canton Marovoay, District Moramanga, 1.1970 (P, TEF) ; *Service Forestier 26947 SF*, Nangaranana, Canton Marovoay, District Moramanga, 2.1970 (P, TEF).

Nesogordonia pachyneura Capuron ex L. Barnett, *sp. nov.*

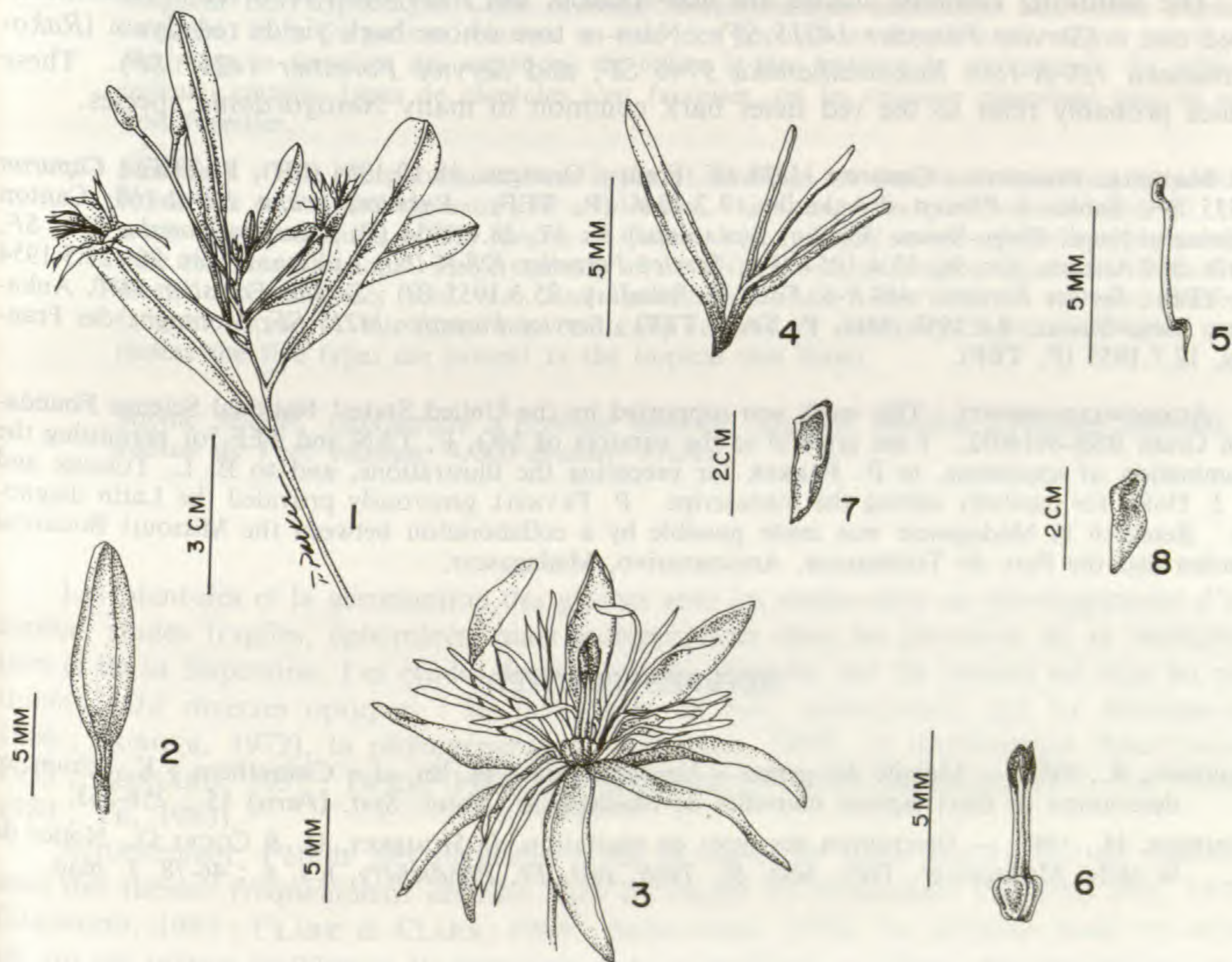
Arbor, foliis obovatis vel oblanceolatis, 2.3-5 cm longis, 1-2 cm latis, costa crassissima ; inflorescentiis 1-2-floribus ; petalis ca. 11 mm longis, 1-2 mm latis ; staminibus fertilibus 20, in fasciculis 5 dispositis, staminodiis 5.

TYPE : *Capuron 24535 SF* (holo-, P ; iso-, TEF).

Tree 7-18 m, trunk diameter to 40 cm ; young shoots tan, densely stellate-pubescent, glabrate with age, older twigs tan to gray, bark striate to wrinkled. Leaves obovate to oblanceolate, 2.3-5 cm long, 1-1.7 cm wide, base attenuate, apex mucronulate, truncate and retuse or obtuse or rounded, margins entire to slightly undulate and slightly revolute, midvein thickened and very prominently raised below, slightly raised above, lower surface of blades glabrate or stellate-pubescent, especially in the axils of the midvein and secondary veins, upper surface of blades glabrate. Petioles 3-8 mm long, minutely stellate-pubescent to glabrate. Stipules narrowly triangular, ca. 3 mm long, fugacious.

Inflorescences axillary, 1-2-flowered ; peduncle 16-21 mm long, finely stellate-pubescent ; pedicel 6-9 mm long, finely stellate-pubescent, articulated ca. 2 mm below the flower. Floral buds ovate, 8-9 mm long, ca. 3 mm wide, densely stellate-pubescent. Calyx 5-lobed, united only at the base, lobes narrowly elliptic, ca. 11-12 mm long, 1-2 mm wide, outer surfaces densely pubescent, inner surfaces sparsely pubescent, lobes spreading or reflexed at anthesis. Petals 5, yellow, narrowly elliptic, ca. 11 mm long, 1-2 mm wide. Stamens 20, in fascicles of 4, laminar, 7-10 mm long ; anthers linear, 5-7 mm long ; staminodes 5, linear and geniculate, ca. 12 mm long. Pistil tomentose ; ovary 5-costulate, ca. 1.5 mm tall, 1.5 mm wide ; styles 5, connate, 3-4 mm long ; stigma lobes 5, fleshy, ca. 1.5 mm long.

Capsules woody, brown, glabrous when mature with a faint, raised, reticulate patterning, obconic, costulate toward the base, 21-25 mm long, 17-24 mm wide ; apex concave, often with a central umbo, and with a well-defined, angular rim. Seeds ca. 8 × 4 mm, seed wing ca. 10 × 16 mm.



Pl. 2. — **Nesogordonia pachyneura** Capuron ex L. Barnett : **1**, twig in flower ; **2**, floral bud ; **3**, flower at anthesis ; **4**, fascicle of 4 stamens adnate to a petal ; **5**, staminode ; **6**, gynoecium ; **7**, single carpel of the fruit ; **8**, winged seed. (1-6, *Capuron 24535 SF*, P ; 7, 8, *Capuron 11326 SF*, MO).

Nesogordonia pachyneura is closely allied with *N. bernieri* Baillon, with which it shares small, glabrescent leaves ; inconspicuous secondary venation ; 1-2-flowered inflorescences ; chartaceous petals ; and a capsule that is sharply rimmed at the apex. *Nesogordonia pachyneura* is distinguished by its prominently-swollen midvein raised both above and below the lamina ; 20 stamens ; large flowers (over 1 cm in length) ; and narrow petals.

Nesogordonia pachyneura is found in the northern sector of HUMBERT's (1965) Domaine de l'Ouest. It occurs from 150-350 m altitude and has been collected in forest both on limestone (somewhat unusual for the genus), and on sand (the more typical substrate of *Nesogordonia* species).

The specific epithet, *pachyneura*, emphasizes the enlarged midvein characteristic of this species. CAPURON had annotated several specimens of this new species, although his untimely death did not allow him to publish the name.

The following common names are non-specific, but have been reported : Hazomena- « red tree » (*Service Forestier 14215 SF*) ; Nato- « tree whose bark yields red dye » (*Rakotosihanaka 139-R-160, Rakotosihanaka 9746 SF*, and *Service Forestier 14215 SF*). These names probably refer to the red inner bark common in many *Nesogordonia* species.

MATERIAL EXAMINED : *Capuron 11326 SF*, Forêt d'Orangea, 18.10.1954 (MO, P, TEF) ; *Capuron 24535 SF*, Sables à l'Ouest d'Ankerika, 7.2.1966 (P, TEF) ; *Rakotosihanaka 139-R-160*, Canton Anivorano-Nord, Diégo-Suarez J(ardin) B(otanique) 8 : 17, 28.7.1954 (P) ; *Rakotosihanaka 9746 SF*, Forêt de l'Ankara, Km 96, 13.4.1954 (P) ; *Service Forestier 128-R-160*, Ankarana, Km 96, 25.5.1954 (P, TEF) ; *Service Forestier 449-R-6*, Forêt de Sahafary, 25.3.1955 (P) ; *Service Forestier 5440*, Ankarana, Diégo-Suarez, 8.8.1952 (MO, P, TAN, TEF) ; *Service Forestier 14215 SF*, Montagne des Français, 12.7.1955 (P, TEF).

ACKNOWLEDGEMENTS : This work was supported by the United States' National Science Foundation Grant BSR-8414032. I am grateful to the curators of MO, P, TAN and TEF for permitting the examination of specimens, to P. PARKER for preparing the illustrations, and to B. L. TURNER and L. J. DORR for carefully editing the manuscript. P. FRYXELL generously provided the Latin diagnoses. Research in Madagascar was made possible by a collaboration between the Missouri Botanical Garden and the Parc de Tsimbazaza, Antananarivo, Madagascar.

REFERENCES CITED

CAPURON, R., 1952. — Identité des genres « Nesogordonia » H. Bn. et « Cistanthera » K. Schum. et description de deux espèces nouvelles de Madagascar. *Notul. Syst.* (*Paris*) 15 : 258-263.

HUMBERT, H., 1965. — Description des types de végétation. *In* HUMBERT, H. & COURS G., Notice de la carte, Madagascar. *Trav. Sect. Sc. Tech. Inst. Fr. Pondichery*, h.s. 6 : 46-78 + map.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 9, 1987,
section B, *Andansonia* n° 1 : 101-121.

Morphologie fonctionnelle de plantules d'espèces forestières du Gabon

S. Miquel

Résumé : D'après l'observation de 210 plantules d'espèces forestières du Gabon, et une revue bibliographique des classifications de types de plantules, cinq types morphologiques de plantules ont été définis en fonction de la nature et de l'exposition des cotylédons, ainsi que de la longueur de l'hypocotyle. Cette diversité morphologique, particulière aux forêts tropicales humides, leurs fréquences relatives au sein des populations de plantules et leur survie sont analysées en fonction des variations du milieu et des facteurs de germination. Si, selon les milieux, certains types de plantules sont favorisés, on les retrouve cependant tous en sous-bois forestier.

Summary : Five morphological basic types of seedlings are described, according to position, foliaceous or foodstoring nature of cotyledons, which are, or not, enclosed in seedwall. The study of the seedlings of 210 species of Gabon, and a critical review of bibliography substantiate this classification. The frequency of the different morphological types and rates of survival, according to seed size and germination have been related to environmental factors. Some of this types may be locally favored by differential light conditions ; nevertheless the five types are present in the tropical rain forest.

Sophie Miquel, Laboratoire d'Écologie générale, Muséum national d'Histoire naturelle, 4, avenue du Petit château, 91800 Brunoy, France.

Les plantules et la germination des graines sont les stades-clefs du développement d'une espèce, stades fragiles, éphémères, mais indispensables dans les processus de sa multiplication et de sa dispersion. Les études descriptives de plantules ont été menées sur tous les continents dans diverses optiques : les inventaires de bois commerciaux (de La Mensbruge, 1966 ; Burger, 1972), la phytogéographie (Cerceau, 1979), la systématique (Martineau, 1933 ; Léonard, 1957 ; Duke, 1981), les problèmes évolutifs (Bokdam, 1977 ; de Vogel, 1980 ; Ye, 1983).

Actuellement, l'étude des plantules et de la survie de leurs populations en sous-bois sont des thèmes fréquemment abordés dans les études de dynamique forestière (Ng, 1978 ; Garwood, 1983 ; Clark & Clark, 1984 ; Alexandre, 1986). La présente étude est orientée sur ces mêmes problèmes d'adaptation et de compétition au niveau des populations de la forêt dense, à partir d'observations sur la morphologie et le mode de développement des différents types de plantules.

Les observations de terrain ont été effectuées sur 18 mois en 1982, 1983, 1985, dans la

région de Makokou (Gabon), et portent sur les plantules de 210 espèces forestières principalement d'arbres, de quelques lianes et arbustes (MIQUEL, 1985). La station de recherche de Makokou est située dans la réserve de la biosphère du programme MAB de l'UNESCO, près de l'équateur, à 500 km de la mer, dans la zone de forêt tropicale dense humide du domaine camerouno-gabonais (AUBRÉVILLE, 1962). La forêt est de type sempervirent, malgré une pluviosité relativement faible (1760 mm par an), avec 2 saisons sèches dont la plus grande est de 3 mois, au moment de la plus faible insolation et des plus basses températures liées à une forte nébulosité (*in* HLADIK, 1982). Plus de 1200 espèces de Phanérogames ont déjà été répertoriées dans cette forêt (FLORENCE & HLADIK, 1980, 6e liste) où sont menées de nombreuses recherches sur l'écosystème forestier (UNESCO, bilan scientifique, en prép.).

I. TYPES MORPHOLOGIQUES DE PLANTULES

1. REVUE DES DIVERS SYSTÈMES DE CLASSIFICATION

Dans les études sur les plantules, il n'y a guère unanimité sur le choix des caractères de classification ; chaque auteur retient ses propres critères selon ses thèmes d'intérêt et les premiers systèmes de classification élaborés à partir des plantules des régions tempérées sont inadaptés pour décrire la grande diversité morphologique des plantules des espèces tropicales.

— Les classifications les plus anciennes de plantules prennent en compte un seul critère distinctif, la longueur de l'hypocotyle (portion de tige entre le collet et les cotylédons) développé chez les plantules « épigées », réduit chez les plantules « hypogées » (GUILLAUMIN, 1910 ; CHADEFAUD, 1960 ; BURGER, 1972 ; MERLIER & MONTÉGUT, 1984). Ces termes sont parfois pris au sens étymologique, hypogé : graine enterrée ; épigé : graine à la surface du sol (MAURY, 1978) ; cet auteur utilise en synonymie les termes de « hypocotylé » ou « non hypocotylé » en remplacement des traditionnels épigé ou hypogé.

— En 1965, DUKE, dans son étude des plantules de Puerto-Rico, ajoute un nouveau critère de classification qu'il relie à l'écologie du milieu : l'exposition des cotylédons. Il distingue ainsi les plantules « cryptocotyles » lorsque les cotylédons restent enfermés dans les téguments de la graine, et les plantules « phanérocotyles » quand les cotylédons émergent des téguments. Déjà LÉONARD (1957) avait observé ce caractère d'exposition des cotylédons, mais avait conservé la dénomination épigé — hypogé, créant ainsi une confusion dans l'utilisation de ces termes.

— En 1974, JACKSON apporte une nouvelle qualification de plantules, « cryptogée » lorsque l'allongement des pétioles cotylédonaires enfonce le collet sous terre, que les cotylédons soient libres ou cachés.

— En fait, dans la grande majorité des cas, le caractère épigé est associé à phanérocotyle, hypogé à cryptocotyle, et ces critères sont parfois considérés comme équivalents

(Hallé, Oldeman & Tomlinson, 1978 ; Amo-Rodriguez, 1979). Or, ces caractères ne sont pas toujours associés et, en 1978, Ng fait la synthèse des définitions classiques et de celle de Duke en combinant deux à deux les critères cotylédonaires et hypocotylaires pour aboutir à quatre classes :

Phanérocotyle-Épigé : Épigé.
Phanérocotyle-Hypogé : Semi-hypogé.
Cryptocotyle-Hypogé : Hypogé.
Cryptocotyle-Épigé : Type « Durian ».

Ces quatres classes se retrouvent dans les observations de de La Mensbruge (1966), mais ne sont ni nommées, ni utilisées dans ses descriptions par espèce. Quant à Heckel (1901) il avait déjà décrit avec précision, sans le nommer, le type de germination « Durian » chez l'espèce africaine, *Ongokea gore*.

— Garwood (1983) dans son étude sur l'écologie des plantules de l'île de Barro-Colorado (Panama), choisit un autre système de classement : la quantité de réserves en stock après l'établissement de la plantule, selon la nature des cotylédons charnus ou foliacés ayant fonction de photosynthèse ou de réserve, ainsi que de la durée de persistance des réserves du jeune individu.

Hypocotyle développé—Cotylédons libres foliacés.
Hypocotyle développé—Cotylédons libres charnus.
Hypocotyle non développé—Cotylédons charnus persistants.

Dans son étude sur les plantules de Guadeloupe, Rousteau (1983) retient ces trois catégories, complétées par la phyllotaxie des feuilles juvéniles ; le type « Durian » est cité comme une exception.

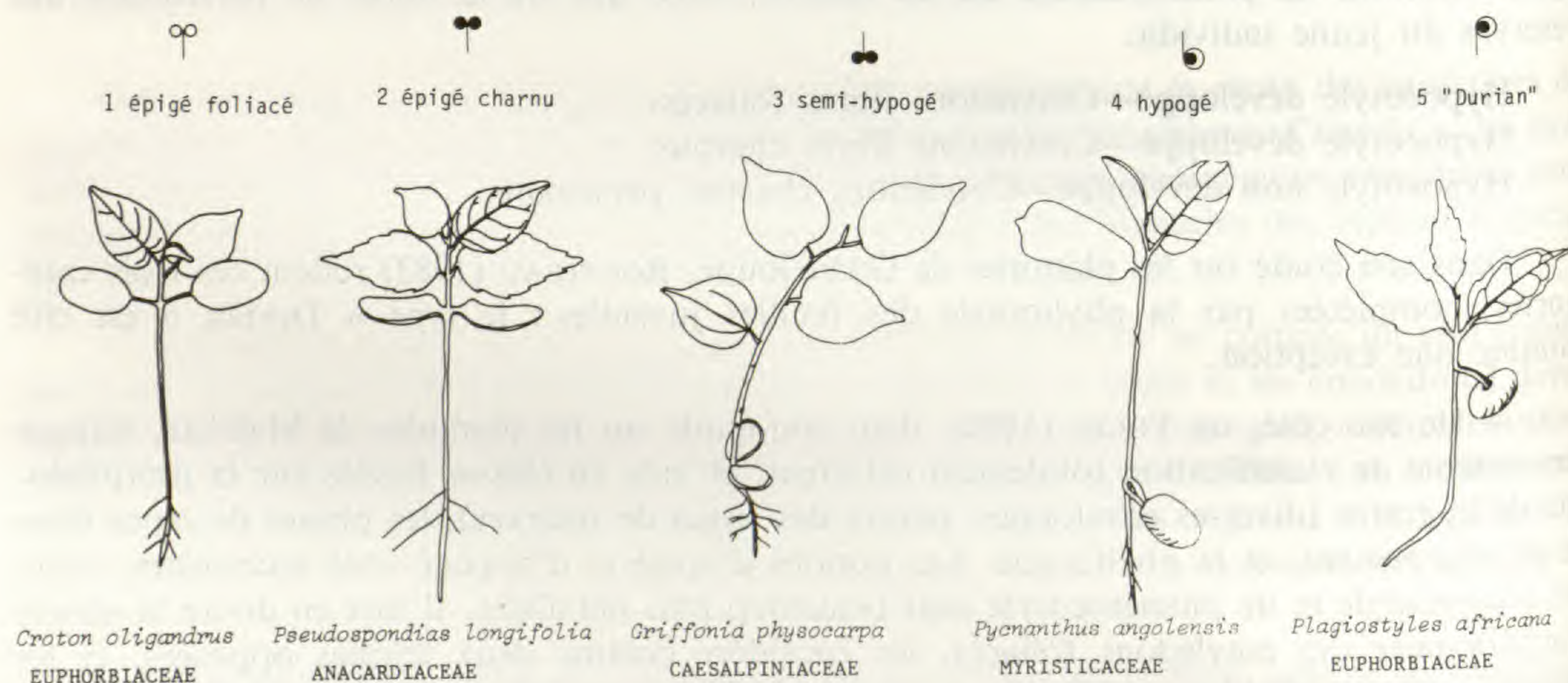
— De son côté, de Vogel (1980), dans son étude sur les plantules de Malaisie, élabore un système de classification totalement différent, et crée 16 classes basées sur la morphologie de la graine (diverses enveloppes, nature des tissus de réserves), les phases de repos dans le développement, et la phyllotaxie. Les notions d'épigé et d'hypogé sont accessoires, celles de cryptocotyle et de phanérocotyle sont beaucoup plus détaillées. Il met en doute la nature cotylédonaire des cotylédons foliacés, les considère comme deux feuilles opposées, et les nomme « paracotylédons ». Quelques cas particuliers sont pris en compte : plantules sans cotylédons, plantules parasites, plantules à deux racines, viviparité, plantules à un seul cotylédon émergeant, figures difficiles à classer dans les systèmes précédents, mais toutefois très rares.

Cette classification qui nécessite des observations de longue durée et une étude anatomique de la graine est difficilement utilisable sur le terrain ; son mérite reste cependant d'être un des rares systèmes qui, avec celui de Ye (1983), permet d'envisager les types de plantules sous un angle évolutif. De même, Bokdam (1977) accorde la priorité aux caractères à signification évolutive et classe les plantules chez les *Sapotaceae* en fonction de la nature des cotylédons (foliacés, charnus, épaissis) reliée à la présence ou non d'albumen, caractère anatomique à observer uniquement sur la graine avant germination.

2. LES CINQ TYPES MORPHOLOGIQUES RETENUS

Dans l'étude présente sur les stades juvéniles des 210 espèces forestières observées, nous avons retenu cinq types morphologiques de plantules, en utilisant trois critères aisément observables lors des récoltes de plantules sur le terrain : l'exposition des cotylédons libres ou cachés dans les téguments de la graine, le développement de l'hypocotyle et la nature des cotylédons libres, charnus ou foliacés (voir Pl. 1 et liste des espèces en Annexe). Une clef d'identification a été élaborée à partir de ces caractères (MIQUEL, 1985 et à paraître).

1 Phanérocotyle—Épigé—Cotylédons foliacés	: épigé-foliacé
2 Phanérocotyle—Épigé—Cotylédons charnus	: épigé-charnu
3 Phanérocotyle—Hypogé	: semi-hypogé
4 Cryptocotyle—Hypogé	: hypogé
5 Cryptocotyle—Épigé	: type « Durian »



Pl. 1. — Cinq espèces de la forêt gabonaise illustrant les cinq types morphologiques de plantules.

Une telle classification en cinq types de base nous semble la plus fonctionnelle pour schématiser la diversité morphologique des plantules : elle reprend en partie la classification de NG (1978) et ajoute la distinction de GARWOOD (1983) sur la nature des cotylédons foliacés ou charnus qui nous semble importante ; selon leur nature d'organe de stockage ou de photosynthèse, leur fonction est différente, leur durée de vie aussi. Dans le cas des plantules cryptocotyles, il n'a pas été pris en compte la nature du tissus de réserve, que ce soit le cotylédon, l'albumen, le périsperme, ou l'hypocotyle, ces organes ayant alors une fonction identique.

3. FRÉQUENCE RELATIVE DE CHAQUE TYPE DE PLANTULE DANS LA FORÊT DE MAKOKOU

Nos observations portent sur les plantules de 210 espèces, dont 167 identifiées (Annexe), présentes dans la mosaïque forestière de la région de Makokou. D'autres travaux sur les plantules du continent africain ont servi à compléter nos données, au Zaïre (GILBERT, 1939), au Ghana (TAYLOR, 1960), au Liberia (VOORHEVE, 1967), en Côte d'Ivoire (DE LA MENSBRUGE, 1966 ; DE KONING, 1983). Nous avons retenu principalement les arbres, et quelques lianes ; par contre, les espèces rudérales et les herbacées (étude des recrus forestiers des jachères ; MITJA, 1985) n'ont pas été prises en compte.

Nous avons observé 80 espèces de type 1, 52 espèces de type 2, 20 espèces de type 3, 47 espèces de type 4, et 11 espèces de type 5.

Les espèces présentant des plantules épigées phanérocotyles sont les plus fréquentes, avec 39 % du type 1 (cotylédons foliacés), et 25 % du type 2 (cotylédons charnus). Les plantules hypogées cryptocotyles (type 4) représentent 22 % ; le type phanérocotyle hypogé (type 3) est peu fréquent dans cette zone forestière (9 %). Le type « Durian » (type 5) est plus rare (5 %), et ne sort pas des zones de forêts tropicales humides à l'exception de 2 espèces citées par NG (1978).

Dans les forêts tropicales humides d'Asie et d'Amérique, les fréquences relatives de chaque type de plantule sont du même ordre de grandeur (NG, 1978 ; GARWOOD, 1983 ; ROUSTEAU, 1983 ; voir Tableau 1). Par contre, hors de la zone tropicale, les types 3 et 5 sont presque inexistants. Pour DE VOGEL (1980), 95 % de la flore tempérée présentent des cotylédons foliacés (type 1), les quelques espèces cryptocotyles hypogées étant principalement des arbres et quelques légumineuses.

TABLEAU 1 : Fréquence relative des cinq types de plantules dans le monde tropical.

LIEUX	TYPES DE PLANTULES 1	2	3	4	5	NOMBRE D'ESPÈCES OBSERVÉES
Afrique, Gabon (Présente étude)	39 %	25 %	9 %	22 %	5 %	210
Asie, Malaisie (NG, 1978)	..64 %..		10 %	18 %	8 %	300
Amérique, Panama (GARWOOD, 1983)	43 %	16 %	...41 %...			206
Amérique, Guadeloupe (ROUSTEAU, 1983)	51 %	16 %	..31 %..		2 %	102

II. MORPHOLOGIE DES PLANTULES, TAXONOMIE, SEMENCES ET ENVIRONNEMENT

Le type de plantule, décrit à partir de caractères morphologiques externes, montre peu de liens avec la position systématique de l'espèce. En effet, si l'homogénéité du type de plantule est grande chez les Monocotylédones, presque toujours cryptocotyles, l'hétérogénéité des Dicotylédones s'exprime au niveau des familles, et même du genre. Certaines familles sont homogènes (*Myristicaceae, Rubiaceae...*) et d'autres sont diversifiées (*Anacardiaceae, Légumineuses...*). Des caractères traduisant l'origine phylogénique de l'espèce sont présents, mais plus discrets, confirmant l'intérêt des plantules pour la systématique ; en effet, la nervation, l'anatomie interne, la présence de glandes, etc., caractéristiques d'identification taxonomique, sont observables dès le stade juvénile. C'est ainsi que LÉONARD (1957) utilise cet ensemble de caractères des plantules pour sa classification des *Cynometrae* (*Caesalpiniaceae*). Chez les Légumineuses (DUKE, 1981), la diversité des types de plantules est grande, mais en Afrique, les cotylédons libres et charnus sont prépondérants ; en Europe, c'est parmi les Légumineuses qu'on rencontre les rares herbacées cryptocotyles de la flore tempérée. Certains auteurs souhaitent même faire correspondre à un genre un seul type de plantule (MARTINEAU, 1933 ; GILBERT & LÉONARD, 1954).

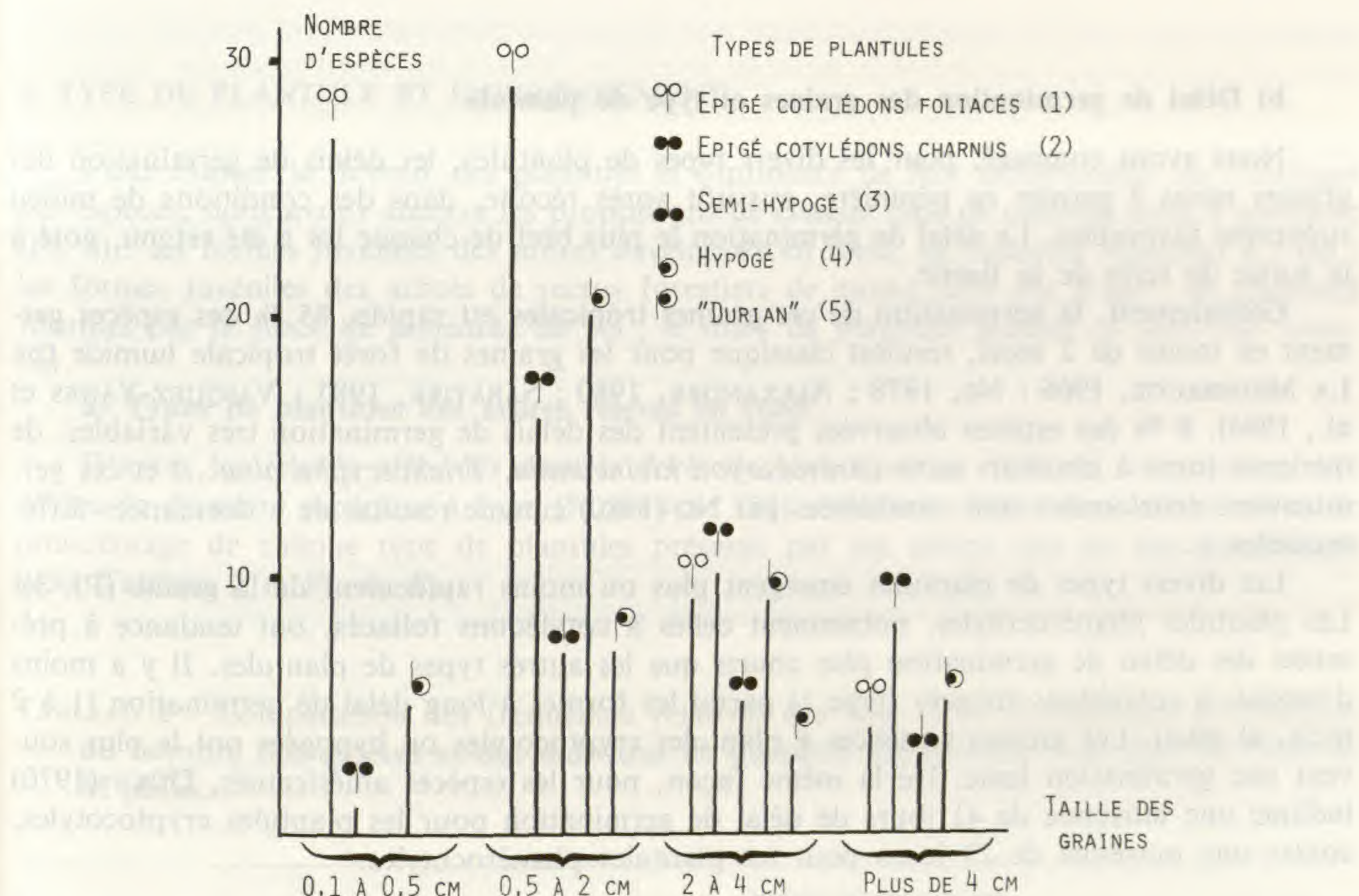
Néanmoins, BOKDAM (1977) suggère que les caractères des plantules (réduction de l'albumen, exposition des cotylédons, longueur de l'hypocotyle) ont évolué de manière parallèle dans les différentes lignées, car il montre chez les *Sapotaceae* des types de plantules différents chez les espèces groupées selon leur morphologie florale. Le type ancestral généralement proposé est une plantule épigée à cotylédons foliacés, et les cotylédons charnus sont considérés comme plus évolués (GUILLAUMIN, 1910 ; EAMES, 1961 ; BOKDAM, 1977). Cependant, pour DE VOGEL (1980) et YE (1983), la forme primitive consiste en « cotylédons suçoirs dans l'albumen », sur le même principe que ce qui est proposé chez les Monocotylédones (GRUSHVITSKYI, 1963, *in* DE VOGEL, 1980).

D'autre part, DUKE (1969) fait remarquer que le caractère cryptocotyle, qu'il a défini, est surtout un critère de l'écologie de l'espèce, car fortement lié au milieu, ce qui est confirmé par DE VOGEL (1980) et ROUSTEAU (1983). Aussi nos observations ont porté sur les relations entre les types de plantules, les semences et l'environnement.

1. TYPE DE PLANTULE ET SEMENCE

a) Dimension des semences

La Pl. 2 représente la répartition (en nombre d'espèces) de chaque type de plantule en fonction de la dimension de la semence, définie par sa plus grande longueur, à l'exception des graines ailées pour lesquelles la dimension de l'aile n'est pas incluse. Des plus petites graines (longueur inférieure à 0,5 cm) sortent uniquement les plantules phanérocotyles, à cotylédons foliacés (type 1), exceptées les Monocotylédones. Ces graines, avec peu de réserves énergétiques stockées, nécessitent très rapidement des surfaces photosynthétiques pour



Pl. 2. — Répartition des types de plantules selon la taille de la graine.

s'établir, par exemple *Musanga cecropioides, Harungana madagascariensis*, espèces chez lesquelles la sortie des cotylédons est suivie des premières feuilles très rapidement.

Pour les graines de 0,5 à 2 cm, les types 1 sont dominants ; ensuite pour les graines supérieures à 2 cm les autres types sont plus fréquents. Les graines de plus grande dimension ont plus rarement des plantules phanérocotyles à cotylédons foliacés, et davantage des autres types de plantules, cryptocotyles hypogées. Ng (1978) avait déjà noté sur des espèces asiatiques que la proportion des espèces à cotylédons foliacés diminue lorsque la taille des graines augmente.

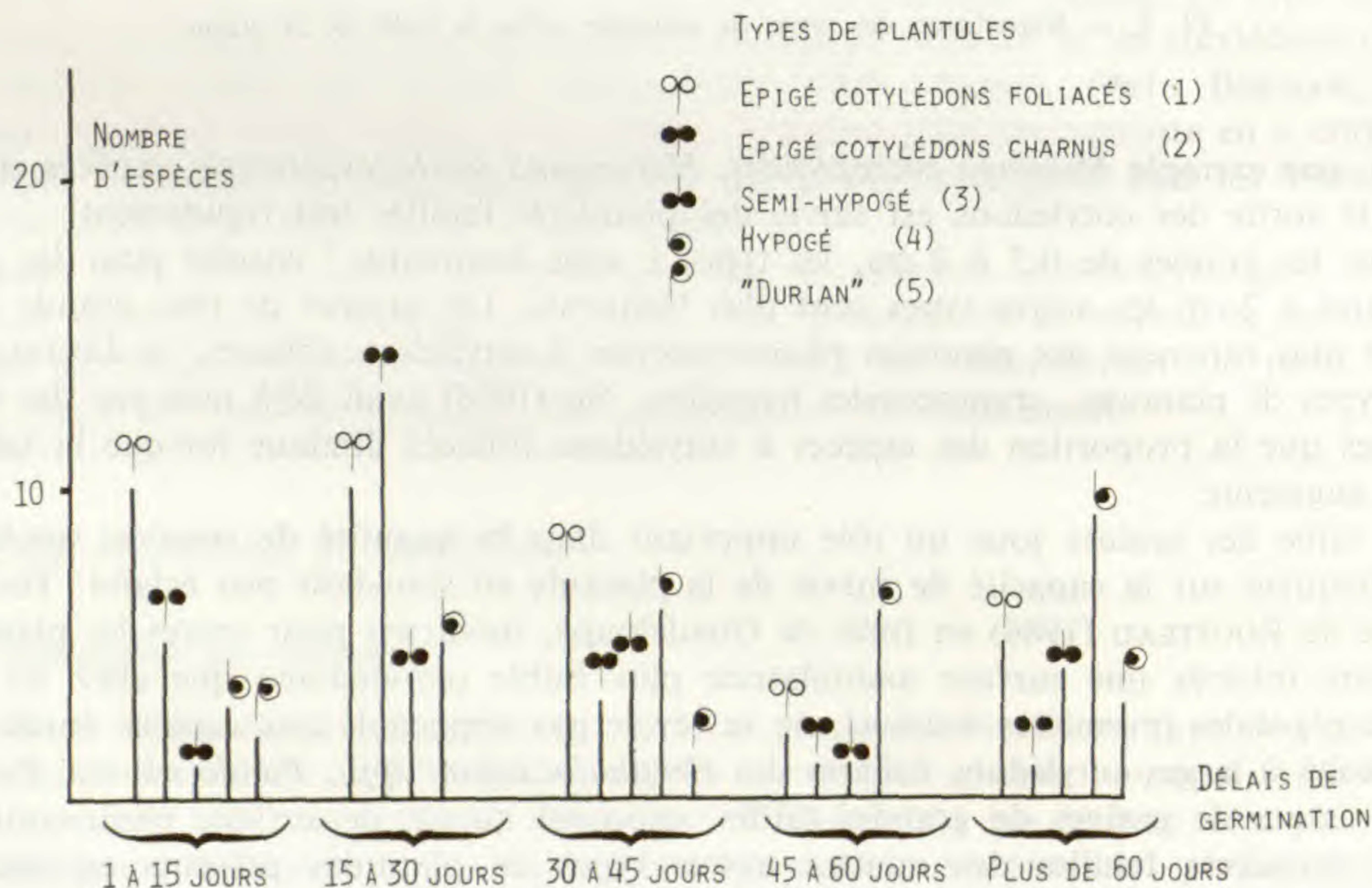
La taille des graines joue un rôle important dans la quantité de réserves stockées, et par conséquent sur la capacité de survie de la plantule en sous-bois peu éclairé. Toutefois, l'analyse de Rousteau (1986) en forêt de Guadeloupe, montrant pour toutes les plantules à cotylédons foliacés une surface assimilatrice plus faible (cotylédons) que chez les autres types de plantules (premières feuilles), ne se révèle pas applicable aux espèces étudiées ici ; les plantules à larges cotylédons foliacés des *Omphalocarpum spp., Panda oleosa, Picralima nitida*... issues de graines de grandes tailles, exposent autant de surface photosynthétique que les premières feuilles des quatres autres types de plantules présents en sous-bois.

b) Délai de germination des graines et type de plantule

Nous avons comparé, pour les divers types de plantules, les délais de germination des graines mises à germer en pépinière, aussitôt après récolte, dans des conditions de milieu supposées favorables. Le délai de germination le plus bref de chaque lot a été retenu, noté à la sortie de terre de la tigelle.

Globalement, la germination de ces graines tropicales est rapide, 85 % des espèces germent en moins de 2 mois, résultat classique pour les graines de forêt tropicale humide (DE LA MENSBRUGE, 1966 ; NG, 1978 ; ALEXANDRE, 1980 ; SABATIER, 1983 ; VASQUEZ-YANES et al., 1984). 8 % des espèces observées présentent des délais de germination très variables, de quelques jours à plusieurs mois (*Antrocaryon klaineanum, Trichoscypha abut*...) et ces germinations échelonnées sont considérées par NG (1980) comme résultat de « dormances différentielles ».

Les divers types de plantules émergent plus ou moins rapidement de la graine (Pl. 3). Les plantules phanérocotyles, notamment celles à cotylédons foliacés, ont tendance à présenter des délais de germination plus courts que les autres types de plantules. Il y a moins d'espèces à cotylédons foliacés (type 1) parmi les formes à long délai de germination (1 à 2 mois, et plus). Les grosses semences à plantules cryptocotyles ou hypogées ont le plus souvent une germination lente. De la même façon, pour les espèces américaines, DUKE (1970) indique une moyenne de 41 jours de délai de germination pour les plantules cryptocotyles, contre une moyenne de 23 jours pour les plantules phanérocotyles.



Pl. 3. — Répartition des types de plantules selon la vitesse de germination des graines.

2. TYPE DE PLANTULE ET ENVIRONNEMENT

Pour évaluer le devenir des plantules et l'influence de leur morphologie sur l'écologie des espèces, nous avons analysé les proportions de chaque type de plantule dans 4 exemples (Pl. 4) : les formes juvéniles des arbres développés en forêt, de diamètre supérieur à 5 cm ; les formes juvéniles des arbres de recrus forestiers de moins de 6 ans d'âge ; les plantules fournies par le stock de semences du sol ; le stock de plantules présent en sous-bois forestier.

a) Types de plantules des arbres relevés en forêt

D'après les relevés effectués dans la forêt de Makokou sur 7200 m², comprenant 568 arbres de diamètre supérieur à 5 cm (FLORENCE, 1981 ; HLADIK, 1982), nous avons calculé le pourcentage de chaque type de plantules présenté par ces arbres lors de leur installation (voir Tableau 2 et Pl. 4, *B*).

TABLEAU 2 : Comparaison des fréquences relatives des cinq types de plantules en fonction du nombre des espèces et des individus de diamètre supérieur à 5 cm dans la forêt de M'passa.

RELEVÉ		TYPES DE PLANTULES 1	2	3	4	5	?	Total
4000 m²	Nombre d'espèces	22	12	5	14	6	30	89
HLADIK, 1982	Nombre d'individus	59	57	21	34	48	66	285
1600 m²	Nombre d'espèces	8	10	1	6	5	9	39
FLORENCE, 1980	Nombre d'individus	15	70	2	11	23	15	136
1600 m²	Nombre d'espèces	8	8	0	9	6	16	48
CABALLÉ, 1980	Nombre d'individus	21	55	0	11	34	26	147
% en nombre d'individus		17 %	32 %	4 %	10 %	18 %	19 %	568 arbres

Les espèces à plantules épigées foliacées sont présentes (17 % des individus), mais ne sont pas les plus nombreuses. Dans ce groupe figurent les espèces pionnières à petits cotylédons fins foliacés tels que chez *Musanga cecropioides, Macaranga spp.*, localisées généralement dans les chablis, et à croissance rapide en milieu favorable. Des espèces à larges cotylédons foliacés sont aussi présentes, *Gambeya spp., Strombosia spp.*, dont les phases juvéniles se déroulent uniquement en sous-bois.

Parmi les 32 % d'individus à plantules de type 2 se trouvent beaucoup de Légumineuses, abondantes dans les forêts africaines. Le type 3 est relativement rare dans ce milieu forestier (4 % des individus). RIZZINI (1965) et NG (1978), qui observent fréquemment ce type en zone de savanes, le proposent comme une adaptation au passage rapide des feux de

savane. JACKSON (1974) mentionne comme une adaptation plus poussée les plantules cryptogées qui enfouissent dans le sol la base de leur tige, jusqu'à un mètre chez des palmiers.

Le nombre d'arbres ayant présenté des plantules hypogées cryptocotyles est faible (10 %), bien que les espèces de ce type soient nombreuses, mais elles sont moins abondantes.

A l'inverse, le type « Durian », présenté par 18 % des individus (6 espèces seulement) se trouve chez des espèces abondantes (*Plagiostyles africana, Polyalthia suaveolens*). Or ce type de plantule a pu être présenté par NG (1978) comme « suicidaire », car il est fréquent en pépinière d'observer une nécrose de la tige causée par la persistance des téguments de la graine sur l'apex. Il semble qu'une forte humidité soit nécessaire pour éviter le dessèchement de ces téguments et libérer la tige. Dans le sous-bois, l'humidité est constamment élevée et la réussite de ce type de plantule est grande.

Ainsi, les proportions relatives des 5 types de plantules se révèlent donc différentes si on considère le nombre global des espèces connues, ou bien le nombre total des plantules qui ont survécu en un lieu. En nombre d'espèces, les plantules à cotylédons foliacés sont prépondérantes, par contre, en forêt, elles sont présentes en faibles proportions. Inversement, les plantules « Durian » appartiennent à des espèces très abondantes.

b) Types de plantules des espèces arborescentes relevées dans les jachères

Pour l'étude des types de plantules des espèces arborescentes colonisatrices des milieux ouverts, nous avons noté les arbres qui recolonisent des plantations en cours de culture ou abandonnées, 1, 2, 3, 6 ans après le brûlis (MIQUEL, 1985). Ces arbres sont issus de graines stockées dans le sol ou bien apportées ensuite. Nous n'avons pas tenu compte des rejets de souche, ou des plantes pérennes par leur appareil souterrain.

Chez ces espèces recolonisatrices des sols après culture, les plantules à cotylédons foliacés sont nettement dominantes, plus de 50 % des espèces, dans ce milieu ouvert (Pl. 4, *C*). Les autres types de plantules sont en proportions beaucoup plus faibles dans cette végétation qui recolonise un sol mis à nu, où la compétition est forte avec les herbacées, et l'environnement stressant : la température peut varier de 15 à 45° dans la journée, et l'humidité relative descendre de 100 à 50 %, avec un fort ensoleillement.

Aux caractéristiques fréquemment citées pour les « espèces pionnières », vie courte, fructification rapide et continue, dissémination efficace, graines à longue conservation s'installant dans les chablis et les milieux ouverts (WHITMORE, 1975), on peut ajouter graine de petite taille, à germination rapide, et à plantule épigée phanérocotyle, à cotylédons foliacés.

En lisière de forêt, sur un bord de route, les plantules que nous avons récoltées présentent toutes des cotylédons foliacés, et notamment deux espèces, dont la germination difficile en pépinière révèle des dormances, *Xylopia aethiopica* et *Margaritaria discoidea*.

c) Types de plantules des graines en stock dans le sol

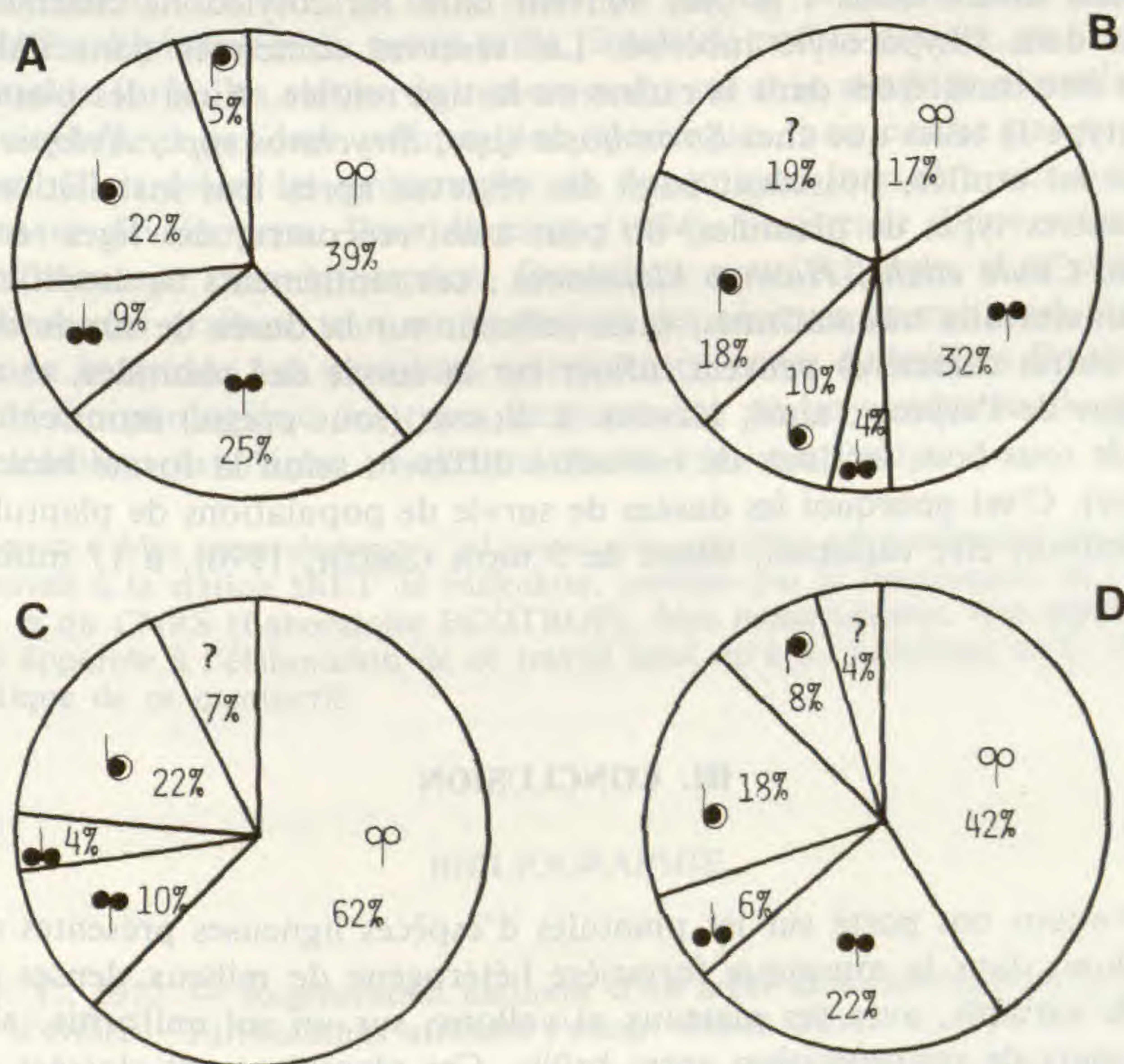
Tant dans le sol des milieux forestiers, que dans ceux des milieux secondarisés, GUEVARA et al. (1972) mettent en évidence la présence de nombreuses graines d'espèces dites pionnières, et la rareté des graines strictement de forêt, ce qui concorde avec la brève durée de vie des graines de nombreuses espèces forestières (VASQUEZ-YANES, 1984).

Dans leur étude des stocks de semence du sol au Ghana, HALL et al. (1980) mentionnent la présence de toutes les formes biologiques et, parmi les espèces citées dont nous con-

naissons les plantules, nous trouvons les genres *Ficus, Macaranga, Trema, Musanga, Zanthoxylum, Nauclea, Margaritaria*, présentant tous des cotylédons foliacés. Seules deux Monocotylédones font exception, *Elaeis* et *Dioscorea*. De même, en Guyane, PRÉVOST (1981) constate que les plantules issues de graines stockées dans le sol forestier sont de type épigé avec des cotylédons chlorophylliens, permettant un développement rapide. Par contre, les autres types de plantules sont rares.

d) Types de plantules en stock dans le sous-bois forestier

Pour estimer la composition du stock réel de plantules en sous-bois forestier, nous avons calculé les proportions des types représentés, sur l'ensemble des plantules relevées en forêt le long de transects de août à octobre 1982 (Pl. 4, *D*). Sur les 51 espèces analysées à partir de 710 plantules observées, les cinq types morphologiques sont présents. Type 1 : 42 % ; type 2 : 22 % ; type 3 : 6 % ; type 4 : 18 % ; type 5 : 8 %. Ces fréquences relatives sont du même ordre de grandeur que celles observées pour la totalité des espèces étudiées (Pl. 4, *A*). Cette « Banque de plantules » (BAZZAZ, 1984) constitue un « stade d'attente » défini par ALEXANDRE (1977), stade qui peut jouer un rôle dans la conservation de l'espèce chez des plantes dont la durée de vie des graines est brève.



Pl. 4. — Comparaison des proportions des cinq types de plantules en divers milieux : **A**, forêt, % en nombre total d'espèces observées (210 espèces) ; **B**, forêt, % en nombre d'arbres de diamètre supérieur à 5 cm (568 arbres) ; **C**, recru forestier sur jachère, % en nombre d'espèces (29 espèces) ; **D**, stock de plantules en sous-bois, % en nombre d'espèces (51 espèces).

La comparaison des proportions observées, entre les espèces présentes au sol au stade plantule et les formes de jeunesse des individus maintenant adultes, en un même lieu (Pl. 4) permet de supposer de notables variations des chances de survie d'un type de plantule à l'autre. Or dans les études de modélisation de la dynamique forestière à partir des études sur la démographie des populations de plantules dans son rapport avec l'action des animaux, cette diversité de type de plantule n'est pas toujours prise en compte, a fortiori lorsqu'un modèle unique est proposé (CLARK & CLARK, 1984).

Dans les sous-bois des forêts denses où les conditions de croissance sont souvent difficiles, la résistance aux traumatismes est variable d'un type de plantule à l'autre. Une section de la tige près du sol est fatale pour les types 1 et 2, alors que les types 3 et 4 voient le démarrage des bourgeons cotylédonaires. Chez le type 5, après une section de l'hypocotyle, on peut observer la néoformation de nombreuses ébauches de bourgeons dont un seul se développera au sommet de la tige restante si l'humidité atmosphérique est suffisante, par exemple chez *Polyalthia suaveolens* et *Mareyopsis longifolia*. Certaines espèces possèdent la capacité de surmonter plusieurs fois ces traumatismes selon la quantité de réserves dont elles disposent.

En effet, pour toute plantule, la survie est dépendante de son bilan énergétique : vie sur les réserves accumulées ou protosynthèse positive. Les réserves énergétiques des plantules sont situées dans divers tissus : le plus souvent dans les cotylédons charnus, ou dans la racine, parfois dans l'hypocotyle tubérisé. Les réserves contenues dans l'albumen de la graine peuvent être transférées dans la racine ou la tige renflée. Ainsi des plantules à cotylédons foliacés (type 1) telles que chez *Strombosia spp.*, *Strychnos spp.*, *Xylopia spp.*, dont la base de la tige est renflée, possèdent aussi des réserves après leur installation.

Chez les autres types de plantules, on peut aussi rencontrer des tiges renflées (*Polyalthia suaveolens, Coula edulis, Hannoa klaineana*) ; ces renflements ne modifient pas la sensibilité des plantules aux traumatismes, mais influent sur la durée de survie de la plantule. De nombreux autres caractères peuvent influer sur la survie des plantules, et notamment la forme biologique de l'espèce ; ainsi, HLADIK & BLANC (sous presse) montrent que chez des jeunes plants de sous-bois, les taux de mortalité diffèrent selon la forme biologique (arbre, liane ou arbuste). C'est pourquoi les durées de survie de populations de plantules, exprimées en demi-vie, peuvent être variables, allant de 5 mois (SMITH, 1970), à 17 mois (LEIGH VAN VALEN, 1975).

III. CONCLUSION

Ces observations ont porté sur les plantules d'espèces ligneuses présentes dans les environs de Makokou, dans la mosaïque forestière hétérogène de milieux denses et fermés, de chablis de taille variable, avec ses plateaux et vallons, sur un sol uniforme, ainsi que dans des recrus en cours de reconstitution après brûlis. Ces plantules sont classées, indépendamment de tout ordre taxonomique, en 5 catégories définies par des caractères morphologiques externes dont le rôle est discuté selon l'écologie des espèces.

Ces 5 types de plantules ne représentent qu'un aspect des multiples stratégies d'établis-

sement des espèces, si nombreuses en forêt tropicale humide. En effet, devant la grande compétition interspécifique qui s'exerce en sous-bois, les espèces présentent un maximum de diversité dans les formes morphologiques de leurs plantules pour utiliser les multiples possibilités du milieu. Que les plantules soient issues de graines de petites ou de grandes tailles, que leur germination soit immédiate ou retardée, que leur développement soit lent ou rapide, toutes auront leur place avec plus ou moins de chance de survie selon leur lieu de dispersion.

Dans la grande variété de milieux observés et selon les âges des individus, les proportions de chaque type de plantule varient. Un échantillon du stock de plantules observé dans le sous-bois présente environ les mêmes proportions de chacun des cinq types que la population totale des espèces observées (par ordre décroissant : type 1, type 2, type 4, type 3, type 5). Par contre, chez les arbres installés dans la forêt (de diamètre supérieur à 5 cm, sur 7200 m^2), les espèces ayant eu des plantules à cotylédons foliacés (type 1) sont présentes, mais moins fréquentes, au bénéfice des espèces épigées, à cotylédons libres ou cachés (types 2 et 5). Les taux de survie sont alors variables selon la morphologie initiale.

Dans les milieux en cours de recolonisation par une végétation ligneuse, après défrichement et culture, ce sont au contraire les espèces possédant des plantules à cotylédons foliacés qui sont privilégiées, pour répondre aux contraintes spécifiques du milieu, sécheresse et luminosité notamment. La banque de graines du sol est principalement constituée de ces espèces pionnières, à plantules de petite taille, issues de petites graines, et à forte compétitivité. Ainsi, dans la forêt, les stocks de semences du sol et le stock de plantules en sous-bois diffèrent non seulement par leur composition spécifique, mais encore par leur composition morphologique. C'est selon les événements de dynamique forestière qui surviendront que l'un ou l'autre se développera. Pour BAZZAZ (1984), l'existence d'une « banque de plantules » est un avantage chez les espèces forestières pour échapper à la prédation et aux agents pathogènes des graines, tout en possédant des réserves énergétiques pour le développement du jeune individu. Les pressions sélectives en zones forestières favorisent ainsi une grande diversité morphologique des types de plantules, où les conditions de milieux, en fait variables, ne semblent privilégier ni exclure aucun type particulier.

REMERCIEMENTS : Mes remerciements s'adressent aux autorités gabonaises qui ont permis le déroulement de ce travail à la station IRET de Makokou, soutenu par le financement de l'UNESCO (Programme MAB) et du CNRS (Laboratoire ECOTROP). Mes remerciements vont également à A. HLADIK pour l'aide apportée à l'élaboration de ce travail ainsi qu'à R. LETOUZEY et C. M. HLADIK pour leur lecture critique de ce manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

ALEXANDRE, D. Y., 1977. — Régénération naturelle d'un arbre caractéristique de la forêt équatoriale de Côte d'Ivoire : Turraeanthus africana Pellegr. *Oecol. Plant.* 12 (3) : 241-262.

ALEXANDRE, D. Y., 1980. — Caractère saisonnier de la fructification dans une forêt hygrophile de Côte d'Ivoire. *Rev. Écol.* (*Terre et Vie*) 34 : 335-350.

ALEXANDRE, D. Y., 1986. — Croissance et démographie des semis naturels en forêt de Taï. Côte d'Ivoire. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Sér. A Zool.*, 132 : 193—200.

AMO-RODRIGUEZ, S., 1979. — Clave para plantulas y estados juveniles de especias primarias de una selva alta perenifolia en Veracruz, Mexico. *Biotica* 4 (2) : 59-108.

AUBRÉVILLE, A., 1962. — Position chorologique du Gabon. *Flore du Gabon* 3 : 3-11, Muséum d'Histoire Naturelle, Paris.

BAZZAZ, F. A., 1984. — Dynamics of wet tropical forest and their species strategies. *In : Physiological ecology of plant on wet tropics* ; Proc. Mexico 29 june/6 july 1983.

BOKDAM, J., 1977. — Seedlings morphology of some African Sapotaceae and its taxonomical significance. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 77 (20), 84 p.

BURGER, D. HZN., 1972. — *Seedlings of some tropical trees and shrubs mainly of South East Asia.* Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, 339 p.

CERCEAU-LARRIVAL, M. TH., 1979. — Intérêt de l'ontogénie pour la classification évolutive d'une famille : série foliaire des Ombellifères. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 126, *Actual. Bot.* 3 : 39-54.

CHADEFAUD, M. & EMBERGER, F., 1960. — *Traité de Botanique systématique.* Masson ed., 2 t., 1016 p. & 1540 p.

CLARK, D. A. & CLARK, D. B., 1984. — Spacing dynamics of a tropical rain forest tree : Evaluation of the Janzen Connel model. *The American Naturalist* 124 (6) : 769-788.

DUKE, J. A., 1965. — Keys for the identification of seedlings of some prominent woody species in eight forest types in Puerto-Rico. *Ann. Missouri Bot. Garden* 52 (3) : 314-350.

DUKE, J. A., 1969. — On Tropical tree seddlings. *Ann. Missouri Bot. Garden* 56 (2) : 125-161.

DUKE, J. A., 1970. — Post irradiation woody seedlings. *In* : ODUM, *A Tropical rain forest*, US Atomic Energy : 189-192.

DUKE, J. A. & POLHILL, R. M., 1981. — Seedlings of leguminosae. In : POLHILL & RAVEN, *Advances in Legume systematics*, éd. 2 : 941-949.

EAMES, A. J., 1961. — *Morphology of the Angiosperms.* Mc Grow Hill Book Co. Inc, New York, 518 p.

FLORENCE, J., 1981. — *Chablis et sylvigenèse dans une forêt dense humide sempervirente du Gabon.* Thèse 3e Cycle, Univ. Louis Pasteur, Strasbourg, 261 p.

FLORENCE, J. & HLADIK, A., 1980. — Catalogue des Phanérogames du N.E. du Gabon (sixième liste). *Adansonia*, ser. 2, 20 : 235-253.

GARWOOD, N. C., 1983. — Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama. A community study. *Ecol. Monographs* 53 : 159-184.

GILBERT, G., 1939. — Observations préliminaires sur la morphologie des plantules forestières du Congo Belge. *I.N.E.A.C., Ser. Scient.* 17 : 1-28.

GILBERT, G. & LÉONARD, J., 1954. — Importance des plantules pour la délimitation des genres. *8e Congrès Int. Bot. Paris, Rapp. et Comm. Sect.* 2-6 : 49-50.

GRUSHVITSKYI, I. V., 1963. — Subterranean germination and the function of the cotyledons. *Bot. Zhurnal* 48 (6) : 906-915 (Russian).

GUEVARA, GOMEZ-POMPA, 1972. — Seeds from surface soils in a tropical region of Veracruz, Mexico. *J. Arnold Arbor.* 53 : 312-335.

GUILLAUMIN, A., 1910. — L'étude des germinations appliquées à la classification des genres et à la phyllogénie des groupes. *Rev. Gén. de Botanique* 22 : 449-468.

HALL, J. B. & SWAINE, M. D., 1980. — Seeds stocks in Ghanaian forest soils. *Biotropica* 12 (4) : 256-263.

HALLÉ, F., OLDEMAN, R. A. A. & TOMLINSON, P. B., 1978. — *Tropicals trees and forest : An architectural analysis.* Springer Verlag, Berlin, Heidelberg and New York, 461 p.

HECKEL, E., 1901. — Sur le processus germinatif dans les genres « Onguekoa » et Strombosia de la famille des Olacaceae. *Ann. Mus. Colon. Marseille* 8 : 17-27.

HLADIK, A., 1982. — Dynamique d'une forêt équatoriale africaine. Mesures en temps réel et comparaison du potentiel de croissance des différentes espèces. *Acta Œcologica, Œcol. Gener.* 3 (3) : 373-392.

HLADIK, A. & BLANC, P. (sous presse). — Croissance des plantes en sous-bois de forêt dense humide africaine (Makokou, Gabon).

JACKSON, G., 1974. — Cryptogeal germination and other seedlings adaptations to the burning of savanas regions : the origin of the pyrophytic habit. *New Pathol.* 73 : 771-780.

KONING, J. DE, 1983. — La forêt du Banco. *Med. Landbouwhoschool Wageningen* 83 (1) : 931 p.

LEIGH VAN VALEN, 1975. — Life death and energy of a tree. *Biotropica* 7 (4) : 260-269.

LÉONARD, J., 1957. — Genèse des Cynometrae, Légumineuses Caesalpiniaceae. Essai de blastogénie appliquée à la systématique. *Mém Acad. Roy. Belg., Classe des Sciences* 30 (2) : 1-312.

MARTINEAU, G., 1933. — Note sur les Lophira de forêt et de savane. *Rev. Bot. Appl. Agr. Trop.* 13 : 467-469.

MAURY, G., 1978. — *Dipterocarpaceae : du fruit à la plantule.* Thèse doctorat d'état, Univ. Toulouse, 2 vol., 432 et 334 p.

MENSBRUGE, G. DE LA, 1966. — *La germination et les plantules de la forêt dense humide de la Côte d'Ivoire.* CTFT, n° 26, 389 p.

MERLIER, H. & MONTEGUT, J., 1984. — *Adventices tropicales.* ORSTOM/GERDAT/ENSH, Ministère des relations extérieures, coopération et développement, 490 p.

MIQUEL, S., 1985. — *Plantules et premiers stades de croissance des espèces forestières du Gabon : Potentialité d'utilisation en Agroforesterie.* Thèse 3e Cycle, Univ. P. & M. Curie, Paris, 158 p.

MITJA, D., 1985. — *Analyse des recrus forestiers dans les jachères à Makokou (Gabon).* DEA Univ. P. & M. Curie, Paris, 95 p.

NG, F. S. P., 1978. — Strategies of establishment in Malayan forest trees. *In* : P. B. TOMLINSON & H. M. ZIMMERMAN, *Tropical trees as living systems*, Cambridge univ. Press : 129-162.

NG, F. S. P., 1980. — Germination ecology of Malaysian woody plants. *Malaysian Forester* 43 (4) : 406-437.

PRÉVOST, M. F., 1981. — Mise en évidence de graines d'espèces pionnières dans le sol de forêt primaire en Guyane. *Turrialba* 31 (2) : 121-127.

RIZZINI, C. T., 1965. — Experimental studies on seedlings development of cerrado woody plants. *Ann. Missouri Bot. Garden* 52 (3) : 410-426.

ROUSTEAU, A., 1983. — *100 plantules d'arbres de Guadeloupe : Aspects morphologiques et écologiques.* Thèse 3e Cycle, Univ. P. & M. Curie, Paris.

ROUSTEAU, A., 1986. — Les plantules d'arbres forestiers de Guadeloupe : adaptations structurales et dimentionnelles. *Mém. Mus. nat. Hist. nat., Sér. A Zool.*, 132 : 185-192.

SABATIER, D., 1983. — *Fructification et dissémination en forêt Guyannaise : L'exemple de quelques espèces ligneuses.* Thèse, Montpellier, USTL, 2 t., 237 p.

SMITH, R. F., 1970. — The vegetation structure of a Puerto Rican rain forest before and after short term gamma irradiation. *In : A tropical rain forest*, US Atomic Energy : 103-140.

TAYLOR, C. J., 1960. — *Synecology and silviculture in Ghana.* Univ. of Ghana, Thomas Nelson & son LTD.

UNESCO (en prép.). — Station de Makokou. Réserve de la Biosphère de Ipassa (Gabon). Présentation des travaux scientifiques.

VASQUEZ-YANES, C. & OROZCO-SEGOVIA, A., 1984. — Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forest of the world : a review. *In : Physiological ecology of plant on wet tropics*, Proc. Mexico 29 june/6 july 1983.

VOGEL, E. F. DE, 1980. — *Seedlings of dicotyledons.* PUDOC ed., Wageningen, 471 p.

VOORHEVE, A. G., 1967. — *Liberian hight forest trees*. Belmontia miscellanous. Pub. in Botany 8, 416 p.

WHITMORE, T. C., 1975. — *Tropical forest of the far East*. Oxford university press, London, 282 p.

YE, N., 1983. — Studies on the seedling type of dicotyledonous plants (Magnoliophyta Magnoliopsida). *Phytologia* 54 (5) : 161-189.

ANNEXE : Liste des espèces observées

Taille des graines :
- A : moins de 0,5 cm
- B : de 0,5 à 2 cm
- C : de 2 à 4 cm
- D : plus de 4 cm

Délais de germination (en jours)

	TYPE DE PLANTULES	TAILLE DES GRAINES	DÉLAI MINIMUM DE GERMINATION
AGAVACEAE			
Dracaena arborea (Willd.) Link	4	B	40
ANACARDIACEAE			
Antrocaryon klaineanum Pierre	2	C	10-200
A. nannanii De Wild.	2	D	30
Pseudospondias longifolia Engl.	2	C	15-45
Trichoscypha abut Engl. & V. Brehm	3	C	18-100
T. acuminata Engl.	3	C	15-60
ANNONACEAE			
Anonidium mannii (Oliv.) Engl. & Diels	5	C	30
Friesodielsa enghiana (Diels) Verd.	4	B	
Isolona letestui Pellegr.	5	B	
Pachypodanthium barteri (Benth.) Hutch. & Dalz.	1	B	40
P. staudtii Engl. & Diels	1	B	30
Polyalthia suaveolens Engl. & Diels	5	B	100
Uvariopsis solheidii (De Wild.) Rob. & Ghes.	1	B	50
Xylopia aethiopica (Dunal) A. Rich.	1	A	70
X. letestui Pellegr.	1	B	
X. quintasii Engl.	1	B	30
X. staudtii Engl. & Diels	1	B	
APOCYNACEAE			
Aphanostylis mannii (Stapf) Pierre	4	B	
Dictyophleba stipulosa (Moore ex W.) Pichon	4	B	18
Picralima nitida (Stapf) Th. & H. Dur.	1	C	20
Pycnobotrya nitida Benth.	2	C	25
Strophantus sarmentosus DC.	1	A	

	Type de plantules	Taille des graines	Délai minimum de germination
BIGNONIACEAE			
Markhamia sessilis Sprague	1	B	10
BORAGINACEAE			
Cordia sp.	1	A	
BURSERACEAE			
Aucoumea klaineana Pierre	1	B	5-30
Canarium schweinfurthii Engl.	1	C	
Dacryodes buettneri Engl.	2	C	30
D. edulis (G. Don) Lam	2	C	18
D. klaineana (Pierre) Lam	2	B	17
D. macrophylla (Oliv.) Lam	2	C	20
Santiria sp.	2	C	3-14
CAESALPINIACEAE			
Afzelia bipendensis Harms	2	B	13
Detarium macrocarpum Harms	2	D	65
Distemonanthus benthamianus Baill.	1	C	
Griffonia physocarpa Baill.	3	B	38
Guibourtia tessmannii (Harms) Léonard	2	C	
Scorodophloeus zenkeri Harms	2	C	10
Swartzia fistuloides Harms	1	B	12
sp.	3		
CHRYSOBALANACEAE			
Parinari excelsa Sabine	4	D	90
COMBRETACEAE			
Combretum bipendense Engl. & Diels	1	C	
C. sp.	1	A	
Terminalia catappa L.	1	D	26
T. ivorensis A. Chev.	1	B	28
COMMELINACEAE			
Pollia sp.	4	A	60
sp.	4	A	
CONNARACEAE			
Hemandradenia mannii Stapf	2	C	30
Roureopsis obliquifoliolata Schellen.	3	B	77
sp.	3	B	70
CONVOLVULACEAE			
Dipteropeltis poranoides Hallier f.	1	A	
Neuropeltis sp.	1	A	8
DICHAPETALACEAE			
Dichapetalum heudelotii (Planch. & Oliv.) Baill.	4	B	3
D. integripetalum Engl.	4	B	

	Type de plantules	Taille des graines	Délai minimum de germination
D. monbuttense Engl.	4	B	60
D. thollonii Pellegr.	4	B	40
D. unguiculatum Engl.	4	B	50
D. sp. 1	1	B	
D. sp. 2	1	B	
DILLENIACEAE			
Tetracera alnifolia Willd.	1	A	
DIOSCOREACEAE			
Dioscorea sp.	4	B	15
DIPTEROCARPACEAE			
Marquesia excelsa (Pierre) R. E. Fries	1	B	
EUPHORBIACEAE			
Alchornea floribunda Muell.-Arg.	1	A	
Bridelia sp.	1	A	
Croton oligandrus Pierre ex Hutch.	1	B	
Dichostemma glaucescens Pierre	5	B	
Drypetes sp.	1	C	35
Klaineanthus gaboniae Pierre ex Prain	1	B	
Macaranga barteri Muell.-Arg.	1	B	
M. spinosa Muell.-Arg.	1	B	
Mareyopsis longifolia (Pax) Pax & K. Hoffm.	5	B	13
Margaritaria discoidea (Baill.) Webster	1	A	
Phyllanthus polyanthus Pax	1	B	39
Plagiostyles africana (Muell.-Arg.) Prain	5	B	
Uapaca sp.	1	B	20
FLACOURTIACEAE			
Caloncoba welwitschii (Oliv.) Gilg	1	A	
GUTTIFERAE			
Garcinia polyantha Oliv.	4	C	180
G. sp.	4	C	75
Mammea africana Sabine	4	C	90-180
Pentadesma butyracea Sabine	4	D	
HERNANDIACEAE			
Illigera pentaphylla Welw.	1	A	14
HIPPOCRATEACEAE			
Loeseneriella sp.	1	B	
Salacia sp. 1	1	C	26
S. sp. 2	5	B	
HYPERICACEAE			
Harungana madagascariensis Lam. ex Poir.	1	A	26
ICACINACEAE			
Lavigeria macrocarpa (Oliv.) Pierre	4	D	180

	Type de plantules	Taille des graines	Délai minimum de germination
IRVINGIACEAE			
Irvingia gabonensis Baill.	2	D	15
I. grandifolia Engl.	2	D	45
Klainedoxa gabonensis Pierre	1	D	180
LAURACEAE			
Beilschmiedia sp.	4	C	
LECYTHIDACEAE			
Petersianthus macrocarpus (P. Beauv.) Liben	1	C	22
Napoleonaea vogeleii Hook. & Planch.	1	B	
LILIACEAE			
Asparagus warneckei (Engl.) Hutch.	4	A	
LOGANIACAE			
Anthocleista schweinfurthii Gilg	1	A	
Strychnos sp. 1	1	B	
S. sp. 2	1	B	
MARANTACEAE			
sp.	4	B	
MELIACEAE			
Guarea sp.	2	B	
Entandrophragma sp.	2	B	20
Lovoa trichilioides Harms	2	B	10
Trichilia prieureana A. Juss. subsp. *vermoesenii* De Wild.	2	B	17
Turraea cabrae De Wild. & Th. Dur.	1	A	
MENISPERMACEAE			
Stephania sp.	1	A	
MIMOSACEAE			
Adenanthera sp.	2	A	
Albizia sp.	2	B	
Cylicodiscus gabunensis Harms	2	D	7
Entada gigas Fawcett & Rendle	3	D	112
E. scelerata (A. Chev.) Gilbert et Boutique	2	B	
Fillaeopsis discophora Harms	2	D	
Parkia bicolor A. Chev.	2	B	
Pentaclethra eetveldeana De Wild. & Th. Dur.	3	C	10
P. macrophylla Benth.	3	D	17
Piptadeniastrum africanum Brenan	2	B	
Tetrapleura tetraptera Taub.	2	B	24-40
MORACEAE			
Ficus sp.	1	A	5-12
Musanga cecropioides R. Br.	1	A	7
Myrianthus arboreus P. Beauv.	4	B	15
Treculia africana Decne.	3	B	40

	TYPE DE PLANTULES	TAILLE DES GRAINES	DÉLAI MINIMUM DE GERMINATION
MYRISTICACEAE			
Coelocaryon preussii Warb.	4	C	55
Pycnanthus angolensis (Welw.) Exell	4	C	50
Staudtia gabonensis Warb.	4	C	40
MYRTACEAE			
Syzygium sp.	4	B	50
OCHNACEAE			
Lophira alata Banks ex Gaertn.	4	B	18
OLACACEAE			
Coula edulis Baill.	5	C	200
Heisteria parvifolia Sm.	1	B	10
Ongokea gore Pierre	5	C	100
Strombosia spp.	1	B	
PALMAE			
Ancistrophyllum secundiflorum (P. Beauv.) Wendl.	4	B	150
Calamus derratus Mann & Wendl.	4	D	40
Elaeis guineensis Jacq.	4	D	300
PANDACEAE			
Microdesmis puberula Hook. ex Planch.	1	A	
Panda oleosa Pierre	1	D	300
PAPILIONACEAE			
Baphia leptobotrys Harms	2	B	15
Dalbergia hostilis Benth.	2	B	
Pterocarpus soyauxii Taub.	2	B	20
Dalhousiea africana S. Moore	3	B	45
PASSIFLORACEAE			
Passiflora foetida L.	1	A	100
RHAMNACEAE			
Maesopsis eminii Engl.	1	C	
RUBIACEAE			
Atractogyne gabonii Pierre	1	A	15
Massularia acuminata (G. Don) Bulloch ex Hoyle	1	A	20
Nauclea diderrichii (De Wild.) Merr.	1	A	18
RUTACEAE			
Zanthoxylum gillettii (De Wild.) Waterman	1	A	
SAPINDACEAE			
Allophylus cobbe (L.) Raeusch.	1	B	
Blighia welwitschii (Hiern) Radlk.	4	C	
Chytranthus angustifolius Exell	4	B	50

	Type de plantules	Taille des graines	Délai minimum de germination
Eriocoelum macrocarpum Gilg	4	B	
Pancovia pedicellaris Radlk. & Gilg	4	B	40
SAPOTACEAE			
Baillonella toxisperma Pierre	2	D	50
Gambeya africana (G. Don) Pierre	1	B	
G. beguei Aubrév. & Pellegr.	1	B	
G. lacourtiana (De Wild.) Aubrév. & Pellegr.	1	C	36
Omphalocarpum sp.	1	D	37
Synsepalum letestui Aubrév.	3	B	80
Tieghemella africana Pierre	4	D	95
SIMAROUBACEAE			
Hannoa klaineana Pierre & Engl.	2	B	
Quassia gabonensis Pierre	2	D	
STERCULIACEAE			
Cola acuminata (P. Beauv.) Schott & Endl.	3	C	
C. nitida (Vent.) Schott & Endl.	3	C	30-300
C. rostrata K. Schum.	3	D	4
C. sp. 1	1	C	11
C. sp. 2	3	B	48
STYRACACEAE			
Afrostyrax lepidophyllus Mildbr.	5	B	8-34
TILIACAE			
Duboscia macrocarpa Bocq.	1	A	25
Grewia coriacea Mast.	1	B	90
G. sp. (cf. *malacocarpa* K. Schum.)	1	B	3
ULMACEAE			
Celtis tessmannii Rendle	1	B	
Trema guineensis (Schum. & Thonn.) Ficalho	1	A	
VITACEAE			
Cissus diffusiflora (Bak.) Planchon	1	A	55
C. dinklagei Gilg & Brandt	1	B	40
VOCHYSIACEAE			
Erismadelphus exsul Mildbr. (sans doute 2 espèces)	4	B	
ZINGIBERACEAE			
Aframomum giganteum (Oliv. & Hanb.) J. Koech.	4	A	5
Renealmia sp.	4	A	

Achevé d'imprimer le 18 septembre 1987.

Le Bulletin du 4e trimestre de l'année 1986 a été diffusé le 5 juin 1987.

IMPRIMERIE NATIONALE

7 564 001 5

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des travaux traitant de divers aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique (fusionnée en 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimiques.

Dernières parutions dans la série B :

T. 28. Roquebert, M.-F. — Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogenèse chez quelques champignons microscopiques. 1981, 79 p., 23 f. de pl. : 14 fig., 4 tabl.
T. 29. Keddam-Malplanche, M. — Le pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon : Morphologie et tendances évolutives. 1985, 109 p., 45 fig., 16 pl., 18 tabl.
T. 30. Allorge, L. — Monographie des Apocynacées-Tabernaemontanoïdées américaines. 1985, 216 p., 76 pl.
T. 31. Poncy, O. — Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoideae) en Guyane française. 1985, 153 p., 37 fig., 11 pl.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

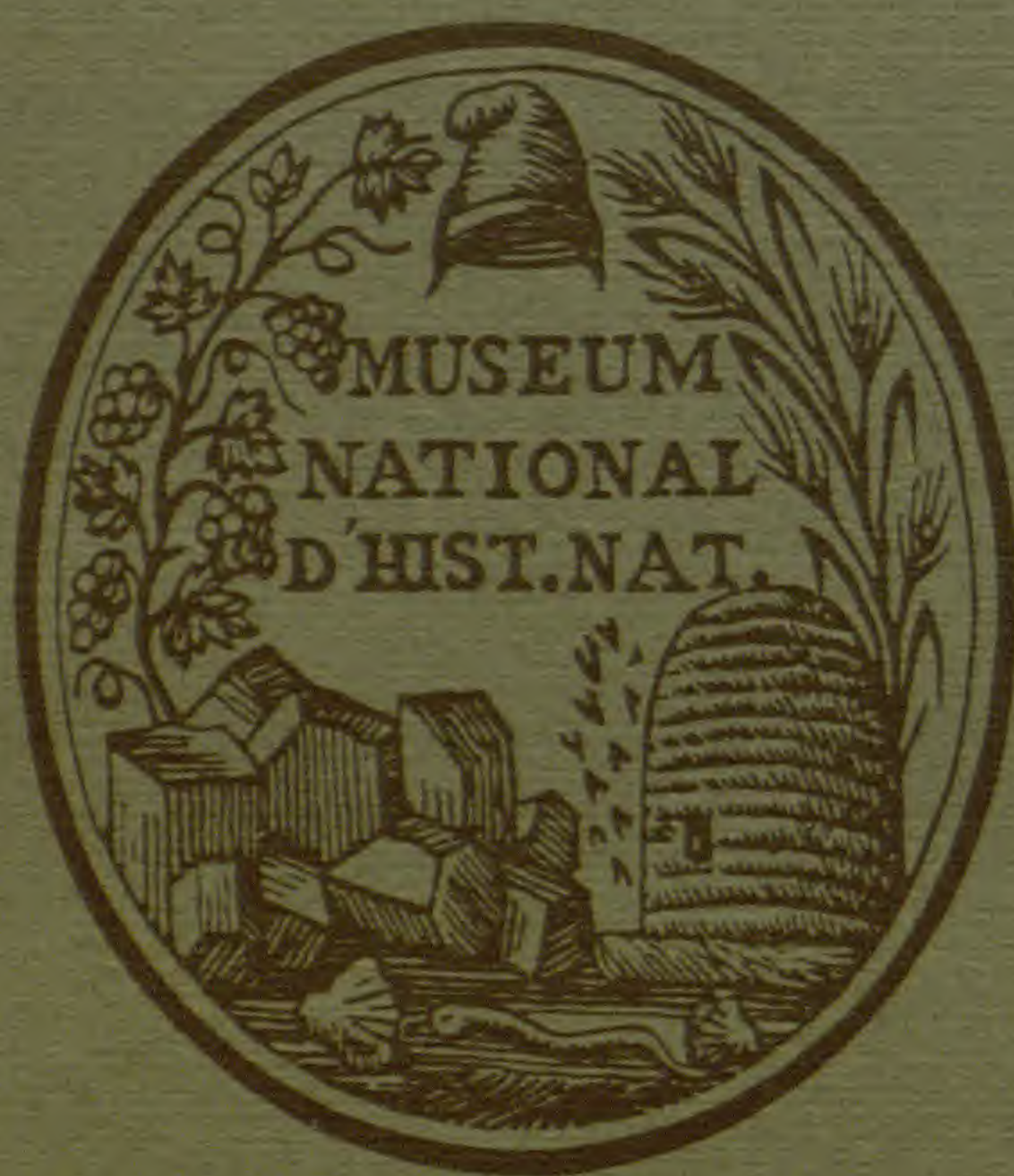
(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

— Flore de Madagascar et des Comores, 92 vol. parus.
— Flore du Gabon, 29 vol. parus.
— Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 22 vol. parus.
— Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 14 vol. parus.
— Flore du Cameroun, 29 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.31.35.21).

— Cryptogamie, Mycologie (CCP Paris 6.193.02 K)
— Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP Paris 4.481.43 T)
— Cryptogamie, Algologie (CCP Paris 14.522.31 T)


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.

ISSN 0240-8937

QK1
B72

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique

phytochimie

4e SERIE T. 9 1987 N° 2

Avril-Juin 1987

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. BRYGOO

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur PH. MORAT, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédacteur : J. JÉRÉMIE.
Comité de lecture : J. BOSSER, Paris ; E. BOUREAU, Paris ; F. EHRENDORFER, Vienne ; F. R. FOSBERG, Washington ; F. HALLÉ, Montpellier ; N. HALLÉ, Paris ; J.-L. HAMEL, Paris ; V. H. HEYWOOD, Reading ; L. A. S. JOHNSON, Sydney ; S. JOVET, Paris ; C. KALKMAN, Leiden ; L. LACOSTE, Paris ; J.-F. LEROY, Paris ; A. LE THOMAS, Paris ; R. LETOUZEY, Paris ; D. MOLHO, Paris ; R. E. G. PICHI-SERMOLLI, Perugia ; P. H. RAVEN, St Louis ; R. SCHNELL, Paris ; A. TAKHTAJAN, Léningrad ; M. VAN CAMPO, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc.

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 43.36.47.25. Ils sont examinés par les responsables de la revue, puis soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les *clés*.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscules, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

Illustrations : Le format maximum des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60. CCP Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60.

Abonnements pour l'année 1987 (Prix h.t.)

Abonnement général (Section A, B, C) : 1500 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 860 F.
Section B : *Adansonia*, botanique : 400 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 400 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

QK1
B9221

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 9, 1987, section B, *ADANSONIA*, n° 2

SOMMAIRE — *CONTENTS*

JACQUES-FÉLIX, H. — Un Amphiblemma (Melastomataceae) nouveau du Cameroun ... 125

A new Amphiblemma (Melastomataceae) from Cameroon.

SASTRE, C. — Studies on the Flora of the Guianas 27. Description d'un Neblinaria (Bonnetiaceae) nouveau de Guyana 129

Studies on the Flora of the Guianas 27. Description of a new Neblinaria (Bonnetiaceae) from Guiana.

KLACKENBERG, J. — A new species of Sebaea (Gentianaceae) from Madagascar 133

Une nouvelle espèce de Sebaea (Gentianaceae) de Madagascar.

SCHNELL, R. — Les formations herbeuses montagnardes des monts Nimba (Ouest africain) 137

The montane herbaceous formations of the Nimba Mountains (W. Africa).

FOURNIER, A. — Quelques données quantitatives sur les formations herbacées d'altitude des monts Nimba (Ouest africain) 153

Some quantitative data on the high altitude herbaceous formations of the Nimba Mountains (W. Africa).

RAMAMOORTHY, T. P. & LORENCE, D. H. — Species vicariance in the Mexican flora and description of a new species of Salvia (Lamiaceae) 167

Vicariance spécifique dans la flore mexicaine et description d'une nouvelle espèce de Salvia (Lamiaceae).

MORET, J., AZZIOUI, O., COUDERC, H. & GORENFLOT, R. — La différenciation de populations d'Ornithogalum kochii Parl. (Liliaceae) au Maroc et en Espagne : Essai biosystématique 177

The differentiation between populations of Ornithogalum kochii Parl. (Liliaceae) in Morocco and in Spain : a biosystematic essay.

RALSTON, D. M., RICHES, C. R. & MUSSELMAN, L. J. — Morphology and hosts of three Striga species (Scrophulariaceae) in Botswana 195

Morphologie et hôtes de trois espèces de Striga (Scrophulariaceae) du Botswana.

MISSOURI BOTANICAL
DEC 17 1987
GARDEN LIBRARY

NOTE À L'ATTENTION DES LECTEURS

Sauvagesia falcisepala et *Tyleria apiculata*, publiés par C. Sastre en tant qu'espèces nouvelles dans le fascicule 8 (1), 1986, du *Bulletin du Muséum, Adansonia*, l'ont été aussi dans *Phytologia* 59 (5), 1986, l'auteur ayant simultanément soumis son travail à ces deux revues, sans que leurs responsables en aient été informés. Le fascicule d'*Adansonia* a été diffusé le 8.7.1986 et celui de *Phytologia* le 21.2.1986; c'est donc cette dernière revue qu'il convient de retenir comme lieu de publication de ces deux espèces. Nous demandons à nos lecteurs de bien vouloir nous excuser.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 125-127.

Un *Amphiblemma* (*Melastomataceae*) nouveau du Cameroun

H. JACQUES-FÉLIX

Résumé : Une nouvelle espèce d'*Amphiblemma* (*A. monticole* Jac.-Fél.) est décrite du Cameroun.

Summary : A new species of *Amphiblemma* (*A. monticole* Jac.-Fél.) is described from Cameroon.

Henri Jacques-Félix, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Il se confirme que le genre africain *Amphiblemma*, dont l'aire occidentale s'étend de l'Angola à la Guinée, a une plus grande diversité, surtout développée au Cameroun et au Gabon (JACQUES-FÉLIX, 1983*a* et *b*), que celle que l'on supposait voici seulement quelques années. Cela indique que quelques espèces ont une aire restreinte et n'ont été découvertes que par des prospections approfondies. En ce qui concerne le Cameroun, c'est le cas d'*Amphiblemma letouzeyi* Jac.-Fél., *A. amoenum*, et de la présente espèce qui porte à 14 le nombre des espèces connues.

Amphiblemma monticole Jac.-Fél., *sp. nov.*

A A. mollis Hook. f., *foliis valde dissimilibus, lanceato-acuminatissimis, nec ovatis ; cymis probabiliter minus floriferis ; flores pedicello longiori ; calycem lobis longe subulatis, nec triangularo-appendiculatis ; stamina minora calcari subulato, nec obtuso, differt.*

TYPE : *D. W. Thomas & H. L. McLeod 5324* (holo-, P ; iso-, MO, YA).

Arbrisseau sympodial, anisophylle, poilu dans ses différentes parties ; rameaux grêles, ± 2 mm de diamètre, hirtés-glanduleux. Les grandes feuilles jusqu'à 15 cm de longueur totale ; pétiole arrondi, long jusqu'à 3 cm, hirté-glanduleux ; limbe lancéé, jusqu'à 4,5 × 12 cm, arrondi à étroitement cordé à la base, longuement acuminé-aigu au sommet, sétuleux à la face inférieure, surtout sur les nervures, scabérulé à la face supérieure, marges lâchement serretées ciliées ; cinq (sept) nervures ascendantes.

Cymes simples, hirtées-glanduleuses, jusqu'à 6-flores (?). Fleur à pédicelle grêle, long de 8 mm, hirté-glanduleux ; hypanthium obconique, de 3 × 3 mm, hirté-glanduleux ; lobes du calice subulés, longs de 7 à 8 mm, hirtés-glanduleux sur le dos ; pétales roses, longs de 2 cm (*fide* collect.), 1 cm sur le sec. Étamines du verticille externe à filet de 7 mm, pédoconnectif 4 mm ; anthère 6 mm ; appendice antérieur 0,8 mm, émarginé, appendice postérieur court et obtus. Étamines du verticille interne à filet de 6 mm, pas de pédoconnectif ; anthère 4 mm ; appendice antérieur globuleux, obscurément bilobé, dressé, brunâtre, ergot postérieur subulé, long de 1 mm.



Fig. 1. — **Amphiblemma monticole** Jac.-Fél. : **1**, rameau fleuri × 2/3 ; **2**, **3**, étamine de chacun des verticilles × 4 ; **4**, fruit en cours de développement, montrant l'hypantho-calice et la couronne épigyne × 2. (*D. W. Thomas & H. L. McLeod 5324*).

Fruit à complet développement non connu ; lobes du calice légèrement accrescents ; couronne épigyne probablement moins développée que celle d'*A. molle*.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — *D. W. Thomas & H. L. McLeod 5324*, Cameroun, janv. 1986, forêts des monts Bakossi, à l'ouest de Bangem, vers 1550 m, sur rochers. Herbe à fleurs roses, pétales longs de 2 cm ; feuilles inégales sur les nœuds.

La station d'*Amphiblemma monticole* se situe dans les hautes forêts de Bangem, que LETOUZEY place dans l'étage submontagnard de la région Guinéo-congolaise (Carte phytogéographique du Cameroun, 1985). Cette espèce exigerait réellement un climat d'altitude, alors qu'*A. molle* est une planitiaire, bien qu'elle affectionne les substrats rocheux qui la protègent de l'envahissement des sous-bois.

A ce propos, la question se pose de savoir quelle est l'espèce des galeries forestières du Mt Vokré, près de Poli, dont j'avais observé un seul exemplaire stérile, que je m'étais bien gardé de détruire.

Enfin, la découverte de cette plante ranime, sans pouvoir le résoudre, un problème de nomenclature. Un *Amphiblemma*, récolté dans cette même région par LEDERMANN, nommé *A. erythropodum* Gilg & Lederm. *in sched.*, a été publié par ENGLER (Pflanzenw. Afr. 3, 2 : 756, 1921), qui le plaçait dans sa section *Cincinnatae*, près d'*A. riparium* Gilg, reconnu depuis comme synonyme évident d'*A. molle*. Le type étant détruit et n'ayant pas d'isotypes connus, nous l'avions mis en synonymie (JACQUES-FÉLIX, 1973) d'*A. molle*, avec quelques réserves, car la taille indiquée correspondait mal. En revanche, la forme foliaire, sommairement indiquée, opposée à celle d'*A. riparium*, serait acceptable. Toutefois, il n'est absolument pas possible de réhabiliter le nom d'*A. erythropodum* sur des indices aussi confus.

BIBLIOGRAPHIE

JACQUES-FÉLIX, H., 1973. — Le genre Amphiblemma Naud. *Adansonia*, sér. 2, 13 (4) : 429-459.

JACQUES-FÉLIX, H., 1983*a*. — Mélastomatacées. *Flore du Cameroun* 24, 192 p.

JACQUES-FÉLIX, H., 1983*b*. — Mélastomatacées. *Flore du Gabon* 25, 168 p.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 129-131.

Studies on the Flora of the Guianas 27.
Description d'un *Neblinaria* (*Bonnetiaceae*) nouveau de Guyana

C. SASTRE

Résumé : Description de *Neblinaria rubicunda*, espèce affine de *N. celiae*, originaire de la partie Nord du Mont Roraima (2300 m).

Summary : Description of *Neblinaria rubicunda*, allied to *N. celiae*, from the North slope of mount Roraima (2300 m).

Claude Sastre, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Parmi les collections d'*Ochnaceae* qui me sont parvenues dans le cadre de mes recherches pour la Flore des Guyanes, divers spécimens n'appartiennent pas à cette famille mais aux *Bonnetiaceae*, aussi de l'ordre des Pariétales. L'un d'eux, originaire du Mt Roraima est représentatif d'une espèce non décrite affine de *N. celiae*, espèce connue jusqu'à présent que du Cerro de la Neblina (Terr. Amazonas, Vénézuéla).

Neblinaria rubicunda Sastre, *sp. nov.*

A N. celiae Maguire, *laminis planis non subnaviculatis, nec costa deficienti, floribus pedunculis 6-8 cm longis, pedicellis ca. 2 cm longis, stylo 2-partito, ovario 2-loculari, differt.*

Arbor? Cicatricibus foliorum delapsorum ellipsoidalibus at triangularibus notatis, foliis sessilibus, laminis coriaceis 7-8 × 2,5-2,8 cm, venis numerosis sub-parallelis ; floribus bracteis 3-5 coriaceis, sepalis 5, petalis 5, staminibus numerosis ; capsulis septicidalibus, seminibus numerosis subfalcatis ca. 2 mm longis.

TYPE : *Renz 14268* (holo-, U).

Arbre ? Écorce des rameaux épaisse à cicatrices foliaires elliptiques à triangulaires ; feuilles alternes, lancéolées, 7-8 × 2,5-2,8 cm, sommet aigu, sessiles, coriaces, entières, glabres, nervures saillantes, nombreuses, sub-parallèles. Fleurs solitaires, terminales sur un axe axillaire long de 6-8 cm (pédoncule), pédicelle de 2 cm de longueur, bractées 3-5, foliacées, coriaces, oblongues, 14-15 × 2-3 mm ; sépales 5, submembraneux, marge hyaline, elliptique, longs de 18-20 mm, larges de 4 mm, légèrement apiculés ; pétales 5, obovés, longs de 25 mm, larges de 15 mm, à nervures fines parallèles ; étamines nombreuses à filets longs de 8-10 mm et à anthères oblongues longues de 1 mm et larges de 0,5 mm ; pistil conique, ovaire à deux loges, placentation axille pluri-sériée, style long de 1 cm à sommet biparti où chaque ramification longue de 1,3-1,5 mm porte un stigmate épais de 0,3 mm. Capsule conique septicide, graines recourbées, oblongues, de 2 mm de longueur.

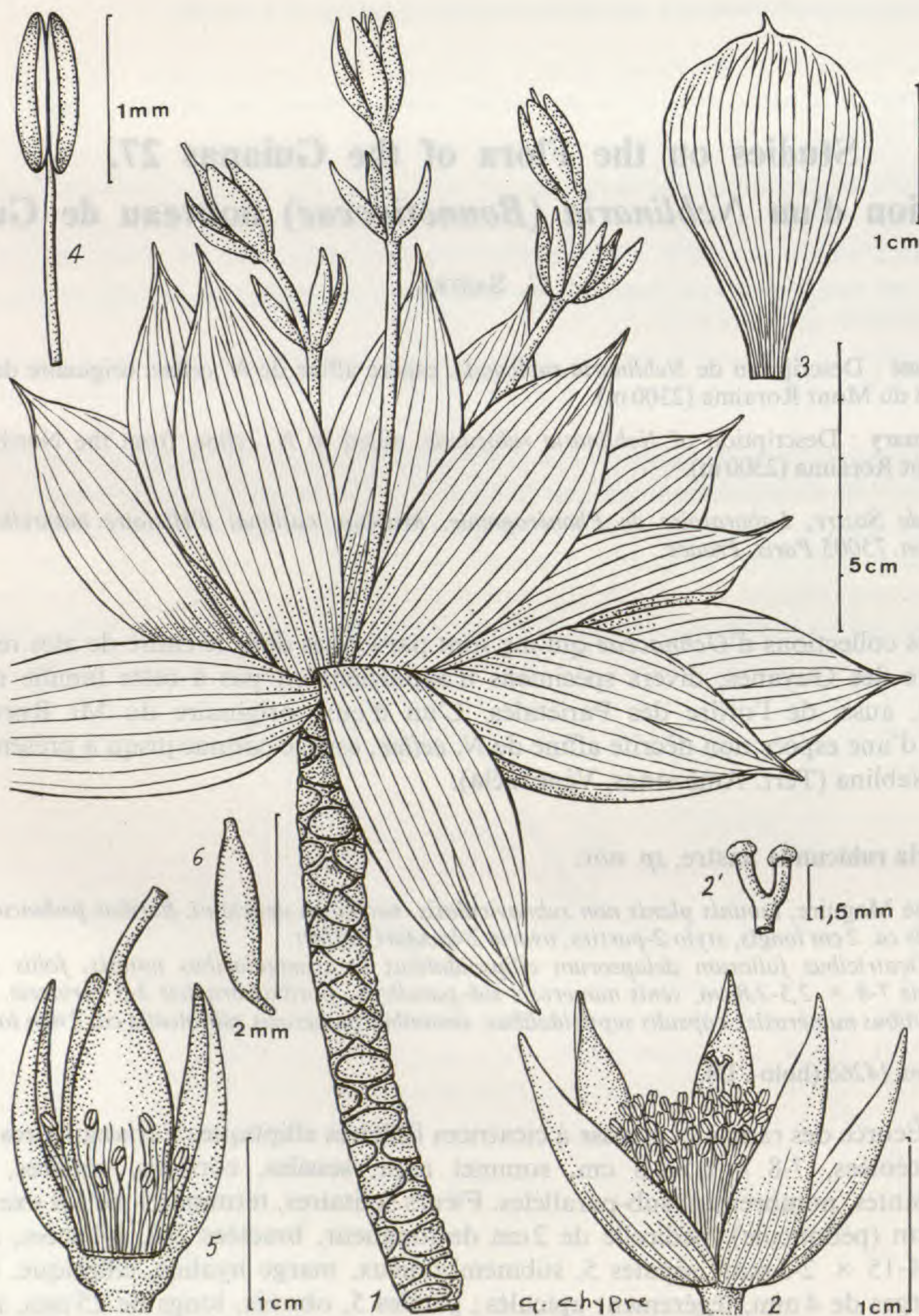


Fig. 1. — **Neblinaria rubicunda** : **1**, rameau florifère ; **2**, fleur épanouie sans pétales ; **2′**, sommet du style ; **3**, pétale ; **4**, partie terminale d'une étamine ; **5**, fruit avec 2 sépales retirés ; **6**, graine.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Renz 14268*, Guyana, upper Mazaruni District, North slope of mount Roraima, 5°16′ N, 60°43′ W, alt. 2300 m ; exposed, humid scrub on ridge, 16.2.1985, U.

Le nom spécifique fait allusion à la couleur rouge des feuilles.

Le genre *Neblinaria* Maguire n'était connu que par l'espèce-type *N. celiae* du Cerro de la Neblina (MAGUIRE, 1972). *N. rubicunda* se distingue bien de cette dernière par ses feuilles planes et non naviculaires, ses nervures saillantes, ses fleurs dont le pédoncule mesure 6-8 cm de longueur (et non 10-15 cm), le pédicelle 2 cm de longueur (et non 0,5-1 cm) et par son carpelle à deux loges (et non 3) et son style bifide (et non trifide).

D'accord avec MAGUIRE, le genre *Neblinaria* paraît être un bon genre qui ne doit pas être inclus dans le genre *Bonnetia* comme le suggère STEYERMARK (1984). Parmi les *Bonnetiaceae* à embryon droit, placentation géminée et feuilles alternes, la nervation du limbe sépare bien ce groupe de genres en deux ensembles :

— Feuilles à nervures pennées avec les genres *Archytaea, Bonnetia* et *Mahurea.*

— Feuilles à nervures parallèles (et à fleurs toujours solitaires) avec les genres *Neblinaria, Neogleasonia* et *Neotatea.*

Ce deuxième groupe de genres avec leur port pachycaule et leurs feuilles à nervures parallèles montre une remarquable convergence de forme avec diverses espèces de *Tyleria* (*Ochnaceae*) expliquant ainsi les erreurs de détermination. Ils se distinguent pourtant nettement des *Tyleria* par leurs étamines nombreuses (au lieu de 5), l'absence de staminodes (toujours présents, 5 à 10 chez *Tyleria*), le filet très long (et non nul à subnul) et surtout par la placentation axille typique de la famille des *Bonnetiaceae*, et non pariétale comme chez les *Ochnaceae.*

BIBLIOGRAPHIE

MAGUIRE, B., 1972. — Bonnetiaceae, *in* MAGUIRE, B. et al., The botany of the Guayana highland, part 9, *Mem. N. Y. Bot. Gard.* 23 : 131-165.

STEYERMARK, J., 1984. — Flora of the Venezuelan Guayana 1. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71 : 297-340.

Matériel étudié : *Rest 7488*, Guyana, upper Mazaruni District, North slope of mount Roraima, 5°16'N, 60°45'W., alt. 2300 m ; exposed, humid scrub on ridge, 18.2.1985, U.

Le nom spécifique fait allusion à la couleur rouge des feuilles.

Le genre *Neblinaria* Maguire n'était connu que par l'espèce-type *N.* [illegible] de la Neblina (Maguire, 1972). *N. rubrifolia* se distingue aisément de cette dernière par ses feuilles planes et non [illegible], ses nervures [illegible], ses fleurs dont [illegible] mesure 6-8 mm de longueur (et non [illegible]), le [illegible] (en 3,5-4 cm) et par son capsule à deux loges (et non 3) et [illegible].

D'accord avec Maguire, le genre *Neblinaria* [illegible] qui ne doit pas être inclus dans le genre *Bonnetia* comme le suggère Steyermark (1984). [illegible] embryon droit, placentation [illegible] du limbe [illegible] bien ce groupe de genres en deux ensembles :

— Feuilles à nervures pennées avec les genres *Archytaea*, *Bonnetia* et *Ploiarium*.

— Feuilles à nervures parallèles (et à fleurs [illegible]) avec les genres *Neblinaria*, *Neogleasonia* et *Neotatea*.

Ce deuxième groupe de genres avec leurs feuilles à nervures parallèles montre une remarquable convergence de forme avec certaines espèces de *Tyleria* (*Ochnaceae*) [illegible] les [illegible] se distinguent notamment des *Tyleria* par leurs étamines nombreuses (en [illegible] de 3), l'absence de [illegible] (toujours présents, 5 à 10 chez *Tyleria*), le [illegible] et surtout par la placentation axile typique de la famille [illegible] chez les *Ochnaceae*.

BIBLIOGRAPHIE

Maguire, B., 1972. — Bonnetiaceae, *in* Maguire, B. et al. The botany of the Guayana Highland, part 9. *Mem. N. Y. Bot. Gard.* 23 : [illegible].

Steyermark, J., 1984. — Flora of the Venezuelan Guayana [illegible]. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71 : [illegible].

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 9, 1987,
section B, Adansonia, n° 2 : 133-136.

A new species of *Sebaea* (*Gentianaceae*) from Madagascar

J. KLACKENBERG

Summary : *Sebaea condensata* Klack., a new species of *Gentianaceae* from Madagascar, is described and discussed in relation to the other two species of *Sebaea* in Madagascar. A drawing, a map and a key to the Malagasy *Sebaea* are given.

Résumé : *Sebaea condensata* Klack., une espèce nouvelle de Gentianacées de Madagascar, est décrite et discutée par rapport aux deux autres espèces malgaches de ce genre. Une illustration, une carte de distribution et une clé de détermination des *Sebaea* malgaches sont présentées.

Jens Klackenberg, Botaniska institutionen, Stockholms universitet, S-106 91 Stockholm, Suède.

Sebaea condensata Klack., *sp. nov.* — (Fig. 1).

Species haec foliis linearibus et tubo corollae longo ad Sebaeam madagascariensem *accedit sed differt habitu parvo, capsula calycem plus minusve aequans vel eo longior, et inflorescentia uno ramo laterali cymae bene evoluto sed altero condensato cum 1-3 floribus arcte dispositis instructa.*

Herba erecta, parva, 1-15 cm alta. Folia integra, linearia, 5-20 × ca. 1 mm, non amplexicaulia, acuta, uni-(vel tri)nervia. Flores quinquepartiti, actinomorphi, in thyrsis asymmetricis flore apicali in quoque nodo et uno ramo laterali condensato 1-3 floribus instructo, et altero bene evoluto continuationem caulis formanti, interdum ramificatione monopodiali et 1-2 cymis brevibus lateralibus in quoque nodo tum saepe inflorescentia confluenti ; pedicelli brevissimi, < 1 mm longi, erecti. Calyx actinomorphus ; lobi non nisi basi coalescentes, ovati vel elliptici, 2-5 × 1-2 mm, acuminati, carinati vel anguste alati. Corolla tubo angusto longo lobis compluriens longiore, alba sed basi rubra bruneola (fide coll.) ; tubus 4-6 mm longus, in statu fructificanti ad 8 mm ; lobi plus minusve anguste ovati vel elliptici, 1-2 × ca. 0,5 mm, acuti. Stamina filamentis brevissimis ; antherae non exsertae, ovatae, ca. 0,75 mm longae, ad apicem glande grandi. Capsula ovata, 2,5-4 × 2-2,5 mm, calycem plus minusve aequans vel eo longior, apice attenuata, coriacea, septicidale bivalvis. Semina numerosa, minuta, angulata ; cellulae testae parietibus stellatis.

TYPUS : *Perrier de la Bâthie 12564* (holo-, P).

Small erect seemingly unbranched to slightly branched herb, 1-15 cm high, glabrous; branches erect. Stem subterete, 4-lineolate; lines situated ± at equal distance from each other, sometimes with two additional lines below the leaves. Leaves decussate, entire, linear, 5-20 × ca. 1 mm, not amplexicaul, acute, 1(-3)-nerved, herbaceous.

Flowers pentamerous, actinomorphic, in an asymmetrical thyrse with a top flower at each node and with one lateral branch condensed bearing 1-3 flowers and the other well developed forming the continuation of the stem, sometimes with a monopodial ramification and 1-2 short lateral cymes at each node and then often with confluent inflorescence; pedicels very short, < 1 mm long, much shorter than the internodes below, erect. Calyx actinomorphic; lobes only at the very base coalescent, overlapping at the base, ovate to elliptic, 2-5 × 1-2 mm, gradually

tapering at the apex, acuminate, with a few ± prominent parallel veins near the mid-nerve, keeled to narrowly winged. Corolla contorted in aestivation with the petals basally connate forming a long narrow tube several times longer than the lobes, withered long persistent but sometimes eventually deciduous throwing off most of the tube, white but brownish red at the base (*fide* coll.); tube 4-6 mm long, up to 8 mm in fruit; lobes ± upright, ± narrowly ovate to elliptic, 1-2 × ca. 0.5 mm, acute. Stamens inserted in the tube at a distance below the sinuses; filaments very short, free; anthers not exserted and ± cohering to each other in a ring around the style, ovate, ca. 0.75 mm long, with a large gland at the apex. Ovary 2-celled with numerous ovules on axile placentas. Style filiform, shorter than the capsule, straight, not protruding. Stigma entire.

Fruit a capsule, ovate, 2.5-4 × 2-2.5 mm, about as long as or longer than the calyx, attenuate at the apex, coriaceous and septicidally 2-valved; septum partially coriaceous. Seeds numerous, minute, angular; testa cells with star-shaped walls.

DISTRIBUTION AND HABITAT : *Sebaea condensata* is distributed along the central plateau of Madagascar but also in the very south of the island, and has been collected from near Tananarive in the north to Ambovombe in the south. It grows in open places in sand and has been collected on cliffs and river embankments up to 1200 m altitude. Flowering specimens from April to June.

SPECIMENS STUDIED : *Croat 32108*, Prov. Tulear, along route 13 from Betroka to Jct. with route 10 near Ihosy, 800-1000 m, 1975 (MO); *Decary 2707*, Ambovombe, 1924 (P); *Perrier 12564*, Ambatofinandrahana (« Ambatofinandrano »), 1200 m, 1919 (P); *17639*, Tananarive, 1926 (P); *19277*, env. d'Ihosy, 1933 (P).

DISCUSSION

Until now two species of *Sebaea* has been recognized in Madagascar, viz. *S. brachyphylla* Griseb., a polymorphic taxon also widely spread in continental Africa, and the endemic *S. madagascariensis* Klack. (syn. *S. stricta* (Schinz) Schinz, *nom. illeg.*; see KLACKENBERG, 1986). However, in the course of preparing the *Gentianaceae* for the Flore de Madagascar et des Comores, it has become evident that the latter species consists of two separate populations. One of these is found in the salt marshes near and south of Majunga at the west coast. This population includes the type specimen of *S. madagascariensis* collected by HILDEBRANDT near Marovoay, and hence retains this name. The other population has a fairly wide distribution at the central plateau and is sympatric with *S. brachyphylla*. This taxon of the interior is morphologically distinct and here described as a new species, viz. *S. condensata*. *S. condensata* is allied to *S. madagascariensis* but differs by its low habit, usually 5-10 cm high compared to the 20-25 cm high *S. madagascariensis*. Furthermore, while *S. madagascariensis* at each node has only one flower, i.e. the top flower, *S. condensata* is seemingly furnished with two or more flowers at each node. This is due to the fact that in *S. madagascariensis* one (rarely both) lateral branch of the cyme is well developed with a long internode forming the continuation of the stem while the other is totally suppressed. On the contrary, in *S. condensata* both lateral branches are developed but one of them is condensed bearing the flowers closely set to each other near the node. Sometimes, in *S. condensata*, at the lower nodes of the inflorescence, both

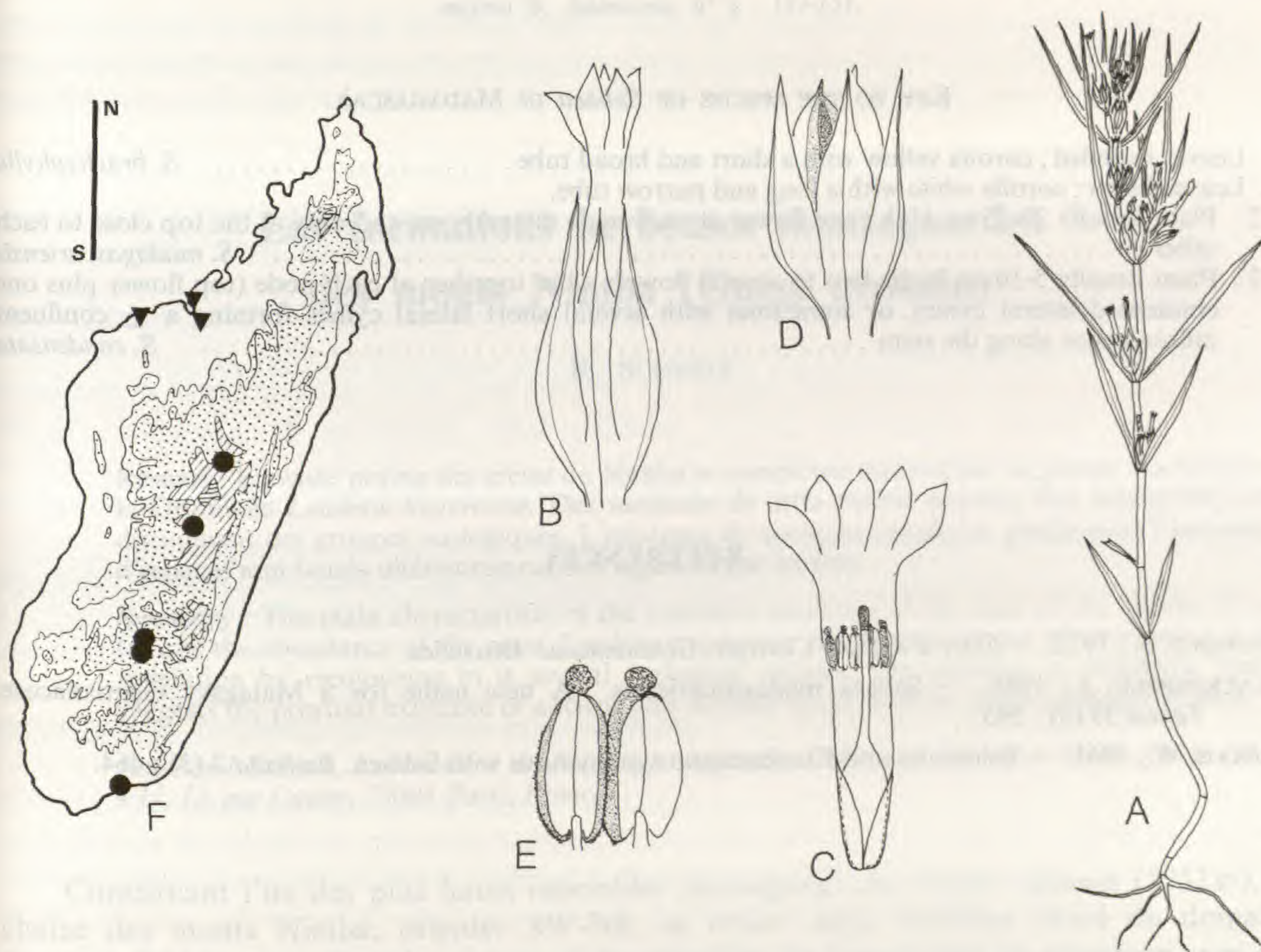


Fig. 1. — **Sebaea condensata** : **A**, habit × 1 ; **B**, flower × 6 ; **C**, dissected flower with calyx removed × 6 ; **D**, flower in fruit with corolla removed ; **E**, anthers × 25 ; **F**, known distribution of **S. condensata** (●) and **S. madagascariensis** (▼). (A-E, *Perrier de la Bâthie 12564*, P).

the lateral branches are developed into short cymes forming a ± confluent inflorescence along the stem. Furthermore, the capsules of *S. condensata* are usually as long as or longer than the sepal lobes but in *S. madagascariensis* they are distinctly shorter.

Both *S. condensata* and *S. madagascariensis* are easily distinguished from *S. brachyphylla* (in brackets) by their white (yellow) flowers, long and narrow (short and broad) corolla tubes, linear (rounded) leaves, and cubical seeds with star-shaped testa cells (spheroidal to ellipsoidal, rectangular in rows with much protruding cell walls).

I agree with Marais (1961) followed by Boutique (1972) in lumping into *Sebaea* R. Br. the two genera *Belmontia* E. Meyer and *Exochaenium* Griseb. *S. condensata* shows most affinity to the latter taxon.

Key to the species of *Sebaea* in Madagascar

1. Leaves rounded ; corolla yellow with a short and broad tube .... *S. brachyphylla*
1′. Leaves linear ; corolla white with a long and narrow tube.
   2. Plant usually 20-25 cm high ; one flower at each node distantly set and only at the top close to each other .... *S. madagascariensis*
   2′. Plant usually 5-10 cm high ; two to several flowers close together at each node (top flower plus one condensed lateral cyme), or sometimes with several short lateral cymes forming a ± confluent inflorescence along the stem .... *S. condensata*

REFERENCES

Boutique, R., 1972. — *Flore d'Afrique Centrale, Gentianaceae*. Bruxelles.

Klackenberg, J., 1986. — Sebaea madagascariensis : A new name for a Malagasy Gentianaceae. *Taxon* 35 (3) : 595.

Marais, W., 1961. — Belmontia and Exochaenium synonymous with Sebaea. *Bothalia* 7 (3) : 464.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 137-151.

Les formations herbeuses montagnardes des monts Nimba (Ouest africain)

R. SCHNELL

Résumé : La vaste prairie des crêtes du Nimba se caractérise surtout par la grande abondance de la Graminée *Loudetia kagerensis*. Des variantes de cette prairie peuvent être interprétées en y distinguant des groupes écologiques. L'existence de quelques orophytes plaide pour l'ancienneté d'espaces non boisés ultérieurement très agrandis par les feux.

Summary : The main characteristic of the extensive meadows of the crest of the Nimba Mountains is the abundance of the grass *Loudetia kagerensis*. Some variants can be interpreted in this vegetation by recognizing in it several ecological entities. The presence of orophytic species suggests the previous existence of ancient non-wooded areas, later on much enlarged by fires.

Raymond Schnell, Laboratoire de Botanique tropicale, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), 12, rue Cuvier, 75005 Paris, France.

Constituant l'un des plus hauts ensembles montagneux de l'Ouest africain (1752 m), la chaîne des monts Nimba, orientée SW-NE, se trouve dans l'extrême Nord du domaine forestier d'Afrique occidentale, région où des clairières de savane sont en mosaïque avec des forêts denses et des galeries forestières. Barrière abrupte, le Nimba participe à cette dualité du paysage végétal : la forêt dense (en grande partie secondarisée à la suite de défrichements séculaires) couvre ses basses pentes et se prolonge dans le fond des ravins sous forme de galeries forestières d'altitude, généralement élargies en éventail dans leur partie supérieure (vers 1600 m). Le reste de la chaîne, au-dessus de 800-900 mètres, est occupé par des formations herbeuses, ayant couramment la structure de savanes ou de prairies. Ce n'est qu'au voisinage de la frontière libérienne que la crête, plus étroite et exposée aux vents humides, est boisée, les forêts des deux versants se rejoignant à ce niveau.

Bon nombre de publications ont été réalisées sur la chaîne du Nimba, mais la prairie des crêtes n'avait fait l'objet que d'une étude très succincte. L'objet du présent travail est d'étudier la végétation herbacée des régions supérieures de la portion guinéenne de la chaîne, vers 1600-1650 mètres d'altitude, en tentant d'analyser ses variantes, dans l'espace et dans le temps. Le présent article est basé non seulement sur nos observations antérieures, mais aussi sur les résultats d'une mission effectuée en 1983.

Nous employons, pour cette végétation des crêtes, le qualificatif de « montagnard ». Il nous paraît valable pour ces régions de l'Ouest africain, dépourvues de très hauts sommets. Cependant, si nous nous plaçons à l'échelle de l'Afrique entière, la végétation étudiée serait plutôt à qualifier de « submontagnarde ».

La limite séparant les formations herbeuses supérieures de la forêt continue des basses pentes ne paraît pas climatique, comme le serait une *timber line*, mais due conjointement aux feux, qui ont parcouru les crêtes depuis des siècles ou des millénaires [1] et au substrat édaphique et rocheux.

GÉNÉRALITÉS SUR LES FORMATIONS HERBACÉES DU NIMBA SUPÉRIEUR

Dans l'ensemble, les formations herbacées du Nimba supérieur se présentent sous l'aspect d'un peuplement graminéen d'environ 40 cm de hauteur. Cependant dans certains sites, des plantes herbacées notablement plus hautes (80-100 cm) sont épars dans ce tapis, et parfois y revêtent une densité importante. Faut-il qualifier cette végétation de « savane » ou de « prairie » ? Ce second terme a été, jusqu'à présent, couramment employé, malgré l'imprécision de sa définition en pays tropicaux. Le critère de la hauteur des herbacés, utilisé pour définir les savanes, permettrait de ranger parmi celles-ci les faciès pourvus de Graminées plus hautes. Nous conserverons cependant le terme de prairie, entériné par l'usage, et ayant le mérite de souligner la profonde différence entre cette formation et les savanes de basse altitude, à Graminées généralement plus ou moins hautes. On notera en outre, dans ces formations herbeuses des crêtes, l'absence totale d'enclaves ou de peuplement des très hautes Graminées (telles qu'*Andropogon macrophyllus*) qui existent dans les savanes du piedmont ou des basses pentes.

La prairie des crêtes du Nimba est plongée dans des brouillards persistants pendant la saison des pluies. Le reste de l'année, des nuages peuvent escalader les pentes et recouvrir les crêtes. Lorsque survient un brouillard, la température peut, instantanément, descendre à 17°C en milieu de journée. Les minimums nocturnes, assez uniformes dans l'année, sont de l'ordre de 12°C.

En saison sèche, toutes les parties élevées de la chaîne sont soumises à l'*harmattan*, vent très sec et soufflant de l'intérieur du continent. Conjointement avec la faible épaisseur des sols (parfois réduits à des *rankers*) et la roche ferrugineuse compacte, il fait de ces crêtes un milieu très sec en cette saison. Il y a, à cet égard, une différence très nette entre ce secteur nord-oriental et la région ouest de la chaîne, plus exposée aux vents humides.

Les sols, sous la prairie, sont minces. Ils peuvent atteindre 1 à 2 dm, avec une granulométrie grossière. Ils recouvrent une roche ferrugineuse, véritable cuirasse très riche en fer et très dense, sur les régions aplanies. Ailleurs la végétation recouvre une roche très ferrugineuse, issue du quartzite originel, et ayant conservé la stratification (souvent extrêmement plissée) de la roche primitive.

Même sur les surfaces subhorizontales (témoins de niveaux anciens), il arrive que la dalle ferrugineuse affleure, plus ou moins nue. Sur sa périphérie, où une ébauche de sol se constitue, vivent quelques espèces particulières. De même, les escarpements rocheux, où un sol ne peut exister que dans les interstices du substrat, portent principalement la Cypéracée pionnière *Afrotrilepis pilosa* (Boeck.) J. Raynal (= *Trilepis pilosa* Boeck., *Eriospora pilosa* (Boeck.) Benth., *Catagyna pilosa* (Boeck.) Hutch.). On pourrait à ce propos rappeler l'homologie

1. Il paraît s'agir essentiellement de feux anthropiques allumés par les chasseurs et les cultivateurs des basses pentes. L'existence sporadique de feux naturels, allumés par la foudre, ne saurait cependant être écartée ; un exemple récent paraîtrait en montrer la réalité.

taxonomique et écologique de cette espèce avec les *Trilepis* qui colonisent, en Amérique du Sud, les pentes des inselbergs granitiques. On sait qu'en Afrique, l'*Afrotrilepis* est un pionnier de la végétation également sur des dômes rocheux, tels qu'il en existe en Côte d'Ivoire, où ils ont été particulièrement étudiés par ADJANOHOUN (1965).

Toujours est-il que la diversité de substrats dans les régions supérieures du Nimba guinéen entraîne l'existence d'une mosaïque de groupements herbacés.

On peut souligner aussi que, si la prairie des crêtes est (sauf exceptions) dépourvue d'arbres et d'arbustes, on voit apparaître, aux altitudes plus basses, quelques petits arbres des savanes inférieures, épars dans la végétation graminéenne. Le *Protea occidentalis*, assez fréquent dans les savanes d'altitude moyenne, n'atteint pas la prairie des crêtes. Ce n'est que de façon extrêmement exceptionnelle qu'il nous est arrivé d'en voir un pied, haut de 80 cm, vers 1600 m d'altitude ; sa tige ligneuse était issue d'une souche souterraine dont partaient quelques moignons de tiges, calcinés par les feux. Quelques pieds de *Kotschya lutea* (Portères) Hepper (*Smithia lutea* Portères), arbustif, se rencontrent, épars, en de rares stations. De façon générale, lors de nos premières prospections (1942), il n'y avait pratiquement aucun ligneux dans la prairie des crêtes. Nous verrons plus loin que l'action anthropique a, au cours des récentes années, permis l'installation, localisée, d'arbustes et de petits arbres.

LE GROUPEMENT A *LOUDETIA KAGERENSIS*

Le groupement herbacé largement prédominant dans les régions supérieures du Nimba guinéen est une prairie à *Loudetia kagerensis*, Graminée basse (environ 30 cm), mais dont les inflorescences peuvent s'élever à 80 cm environ. Cette espèce, dans l'ensemble, constitue l'essentiel du tapis herbacé, sauf sur les substrats particuliers. Il peut s'y ajouter, selon les sites, d'autres espèces, notablement plus hautes, ou au contraire plus petites. Ainsi des strates peuvent, au moins localement, être reconnues dans cette prairie. Une remarque serait sans doute à formuler à propos d'une telle distinction de strates : une même Graminée appartenant à une strate basse se hausse au niveau de la strate supérieure lorsqu'elle forme ses hampes inflorescentielles ; le *Loudetia kagerensis* est dans ce cas.

Dans l'ensemble, les principales espèces de la prairie des crêtes, dans la région étudiée, sont les suivantes, grossièrement classées par strates, sous réserve de la remarque précédente. Nous donnons, par des lettres, les indications sommaires sur leur répartition et leur densité, du moins dans le territoire étudié (D = dense ; E = épars ; L = localisé ; F = fréquent ou largement répandu).

STRATE HERBACÉE SUPÉRIEURE :

Graminées : *Hyparrhenia subplumosa* .... E, L
Cypéracées : *Hypolytrum cacuminum* .... E, L
Légumineuses : *Droogmansia scaettaiana* .... E, L
Polygalacées : *Polygala multiflora* .... E, L
P. rarifolia .... E, L

STRATE HERBACÉE MOYENNE (mais avec, souvent, des hampes inflorescentielles la dépassant) :

Graminées : *Loudetia kagerensis* .... D, F
Andropogon schirensis .... E, F

Anadelphia leptocoma .... E
Trichopteryx elegantula .... E
Monocymbium ceresiiforme (Nees) Stapf (= *M. nimbanum* Jac.-Fél.) .... E
Orchidacées : *Disa welwitschii* (= *D. subaequalis*) .... E
Euphorbiacées : *Phyllanthus alpestris* .... E
Légumineuses : *Dolichos nimbaensis* .... E
D. tonkouiensis .... E
Composées : *Eupatorium africanum* .... E
Vernonia nimbaensis .... E
Helichrysum mechowianum .... E, L

STRATE HERBACÉE INFÉRIEURE :

Légumineuses : *Eriosema parvifolium* .... E
Aeschynomene pulchella .... E
Scrophulariacées : *Striga aequinoctialis* .... E

Cette liste, volontairement, ne mentionne pas les espèces liées à des substrats particuliers (*Mesanthenum prescottianum, Cyanotis*, etc.), ni celles localisées dans des régions restreintes de la chaîne. Ne sont, en particulier, pas cités les orophytes inféodés à des sites rocailleux. Il en sera question plus loin.

A propos de l'*Hyparrhenia subplumosa*, soulignons sa grande parenté avec l'*Hyparrhenia diplandra*, qui est répandu aux basses altitudes, particulièrement sur le piedmont du Nimba. Compte tenu de la considérable variabilité d'*H. diplandra*, on peut poser la question d'une éventuelle réunion des deux plantes sous ce second binôme. Toujours est-il qu'il convient de noter la vicariance en altitude de ces deux espèces, avec sans doute des interpénétrations aréales, et peut-être une introgression.

Comme il ressort de la liste précédente, la prairie à *Loudetia kagerensis* se présente sous plusieurs aspects :

— peuplement presque pur de *L. kagerensis*, dont émergent, à la floraison, ses hampes inflorescentielles ; des plantes plus basses peuvent être incluses dans ce tapis graminéen ;
— prairie à *L. kagerensis*, parsemée d'espèces herbacées plus hautes (*Hyparrhenia* et *Droogmansia* principalement), épars ou relativement rapprochés.

Enfin, on pourrait mentionner un autre groupement, moins répandu, dans lequel la Graminée américaine *Melinis minutiflora*, en peuplement dense, surcîme les *Loudetia*. De loin ces zones à *Melinis* se distinguent par leur couleur plus foncée. La question du *Melinis* et de son rôle dans la dynamique prairiale sera exposée plus loin. L'invasion de la prairie par le *Melinis* paraît récente.

Afin de rendre compte de la structure et du dynamisme de la prairie à *Loudetia*, il nous est apparu qu'il pouvait être utile de faire appel à la notion de *groupes écologiques*, tels qu'ils ont été définis par DUVIGNEAUD (1946). On pourrait ainsi distinguer :

— un groupe écologique à espèces hautes (*Hyparrhenia, Polygala, Droogmansia*, etc.);

— un groupe écologique moyen, où domine le *Loudetia*;

— un groupe écologique inférieur, à *Eriosema*, vivant sous le couvert du précédent.

Selon les conditions locales (sol, pente, etc.), le groupe à espèces herbacées hautes est absent, ou épars, ou plus dense, sans cependant jamais constituer une strate continue.

Le *Melinis*, cité plus haut, constituerait à lui seul un groupe écologique étranger, intrusif depuis une époque récente. Il paraît continuer à s'étendre progressivement, au détriment du groupe écologique moyen, qu'il surcîme.

LES AUTRES GROUPEMENTS GRAMINÉENS DES CRÊTES DU NIMBA

Il est bien certain que, si le groupement à *Loudetia kagerensis* est prédominant dans une vaste région des crêtes, d'autres groupements existent dans des stations particulières. Seule une étude méthodique de l'ensemble de ces régions élevées, dont on conçoit la difficulté en raison des pentes souvent très abruptes, permettrait d'en faire un inventaire.

Citons par exemple un groupement, apparemment de faible surface, caractérisé par un peuplement dense d'*Elionurus argenteus* Nees (= *E. chevalieri* Stapf), peu en contrebas de la crête, dans la région occidentale des crêtes déboisées. Cette Graminée se retrouve ailleurs, disséminée. A proximité se trouvait une station d'*Euphorbia depauperata*. Sur la crête elle-même, très étroite et gravillonneuse, se trouvait dans cette région l'unique station de *Thesium tenuissimum* que nous avons rencontrée.

Mentionnons aussi certains substrats rocailleux des crêtes où vivent les très belles Iridacées à fleurs blanches *Gladiolus unguiculatus* Bak. (= *Antholyza fleuryi* A. Chev.) et *G. aequinoctialis* Herbert (= *Acidanthera aequinoctialis* (Herbert) Bak.).

De même sont à citer les substrats rocheux, parfois abrupts, sur lesquels vit l'unique bruyère ouest-africaine, *Blaeria mannii* (Engl.) Engl. (= *B. nimbana* A. Chev.), que l'on retrouve au Cameroun. Cette bruyère ne forme pas de peuplements, mais se rencontre sous forme de touffes isolées, très éparses, hautes de 40 cm, et souvent constituées par de nombreuses tiges. Çà et là on en retrouve des sujets très jeunes (15-25 cm), qui montrent que cette espèce se régénère assez facilement.

Sur des affleurements rocheux fissurés ou sur des cailloutis, mieux favorables au développement des racines, la petite Mélastomatacée ligneuse *Osbeckia porteresii* forme des peuplements localisés.

Des affleurements subhorizontaux, parfois bombés, de la roche ferrugineuse n'ont pu être colonisés par le groupement à *Loudetia*. Sur leur périphérie vivent des espèces particulières, qui essaiment cependant aussi parfois dans la prairie : *Cyanotis longifolia* var. *gracilis*, *C. longifolia* var. *albolanescens*, *Mesanthemum prescottianum*. L'accumulation de l'eau sur la périphérie de ces dalles, en saison des pluies, en fait de petits marécages de rochers, très temporaires.

Enfin, sont à rappeler les peuplements, souvent discontinus, de la Cypéracée pionnière, déjà citée plus haut, *Afrotrilepis pilosa*, qui, selon le modelé du site, peuvent être en mosaïque avec des plages graminéennes.

UN EXEMPLE D'INTERPÉNÉTRATION DES GROUPEMENTS HERBACÉS

Le sommet abrupt (à 1650 m environ) qui porte la plaque commémorative de l'ascension de SEMPÉRÉ, SATTLER et MENGRELIS offre, avec ses intercalations de replats et de dénivellations brusques, un exemple d'interpénétration de divers groupements herbacés. Nous donnerons ci-après la composition de diverses parcelles (de quelques mètres carrés chacune), en employant, par commodité, la notation chiffrée züricho-montpelliéraine.

1. Sommet du pic, avec pente faible :

   Loudetia kagerensis : 5.5
   Hyparrhenia subplumosa : 4.4.
   Eriosema parvifolium : 1.1.
   Monocymbium ceresiiforme : 1.1.
   Phyllanthus alpestris : 2.2.
   Cyanotis longifolia var. *gracilis* : 1.1.
   Droogmansia scaettaiana : + . + .
   Melinis minutiflora (un seul pied, stérile) : + . + .

2. Sur la pente raide, à 15 m en contrebas du relevé précédent :

   Afrotrilepis pilosa : 4.4.
   Hyparrhenia subplumosa : 3.3.
   Loudetia kagerensis : 3.3.
   Cyanotis longifolia var. *albolanescens* : 1.1.
   Phyllanthus alpestris : + . + .
   Eriosema parvifolium : + . + .

3. Plus bas, sur une pente de 20° :

   Hyparrhenia subplumosa : 4.4.
   Droogmansia scaettaiana : 2.1.
   Loudetia kagerensis : 2.2.
   Monocymbium ceresiiforme : + .2.
   Gramineae indéterminée : 1.2.
   Hypolytrum cacumimum : 1.1.
   Phyllanthus alpestris : 3.1.
   Cyanotis longifolia var. *albolanescens* : 1.1.
   Vernonia nimbaensis ? (stérile) : + . + .

LA PRAIRIE A *LOUDETIA KAGERENSIS* ET L'INVASION PAR LE *MELINIS*

Pour illustrer l'invasion par le *Melinis*, espèce américaine, qui atteint par endroits la crête, nous donnons ci-après deux relevés. Les sigles (tels que LPR) sont ceux désignant des parcelles dont la biomasse herbacée a été déterminée par A. FOURNIER [1]. Les relevés ne portent que sur quelques mètres carrés.

1. Dans ces sigles, PR indique qu'il s'agit de crêtes voisines du « Pierré Richaud », signal constitué par une pyramide de pierres, sur le premier sommet important de la crête, en venant du NE. Cette pyramide de pierres fut détruite lors des prospections minières, et ses pierres furent utilisées pour la construction de bassins cimentés.

1. Savane à *Loudetia kagerensis* de la crête, vers 1650 m (site LPR) :

Loudetia kagerensis : 5.5.
Hyparrhenia subplumosa : 3.2.
Cyanotis longifolia var. *albolanescens* : 1.1.
Phyllanthus alpestris : 1.1.
Eriosema sp. : 1.1.

2. Prairie envahie par le *Melinis* (site MPR), à sol meuble épais de 15 cm :

Melinis minutiflora : 5.5.
Loudetia kagerensis : 2.2.
Hyparrhenia subplumosa : 1.1.
Cyanotis lanata : + . + .
Eriosema parvifolium : + . + .
Polygala sp. : + . + .
Nephrolepis cf. *cordifolia* : + . + .
Dissotis capitata : + . + .
Andropogon schirensis : + . + .
Labiatae indéterminée : + . + .

Ce relevé illustre l'intense pouvoir colonisateur du *Melinis* vis-à-vis de la prairie à *Loudetia*. De loin, les zones envahies par le *Melinis* se reconnaissent à leur couleur plus foncée.

LE CONTACT ENTRE LA PRAIRIE DES CRÊTES ET LES FORÊTS-GALERIES D'ALTITUDE

Couramment les forêts d'altitude se terminent, vers le haut, au niveau d'une falaise ou d'une brusque dénivellation, correspondant au sommet du creusement de la vallée actuelle dans le fond de la vallée ancienne.

La limite est donc très nette, les arbres de la lisière s'arrêtant au pied d'une sorte de falaise. De la crête on ne voit en général que leur partie supérieure.

Il existe cependant, dans cette zone de contact entre la forêt et la prairie, une végétation très particulière bordant cette limite. Il s'agit d'une formation herbacée, parfois aussi buissonnante. Elle comporte à la fois quelques espèces des régions supérieures de la chaîne, et des plantes, souvent banales, des formations secondaires des régions basses. Nous avions (1952) qualifié cette végétation basse de « formations de lisière ».

D'après un relevé fait au cours de la mission de 1983, la composition d'une de ces formations de lisière, vers 1500 m, était, dans ses grandes lignes, la suivante : *Setaria chevalieri, Dissotis capitata, D. jacquesii* (peu abondant), *D. grandiflora* (souvent envahissant), *Rubus sp., Phyllanthus sp., Droogmansia scaettaiana, Sabicea globifera, Hyparrhenia subplumosa, Hypoplytrum cacuminum*, Labiée indét., *Aspilia latifolia, Mikania sp., Lycopodium cernuum* (rare), etc. Dans cette végétation se trouvaient, disséminés, quelques petits arbres et arbustes : *Trema guineensis, Nuxia congesta* (isolé, haut de 6 m, mais aussi représenté par quelques semis), *Harungana madagascariensis* (de petite taille), etc.

Cette zone de lisière était, en 1983, bien plus large qu'en 1942. Elle était aussi considérablement plus haute et plus dense que les « zones de lisière » observées il y a une quarantaine d'années [1]. Les quelques jeunes arbres et arbustes qui y étaient disséminés

1. La densité et la hauteur de cette végétation des lisières, en 1983, nous paraît un effet de la suppression des feux depuis la mise en réserve des monts Nimba.

paraissaient présager d'une possible reconquête de ces zones de lisière par une végétation ligneuse.

Ces « zones de lisière » ne renferment pas d'espèces de la prairie montagnarde. Cependant, quelques espèces (*Dissotis grandiflora, D. jacquesii*, etc.) pouvaient, en 1983, se rencontrer à la fois dans les deux formations.

Dans ces zones de lisière, à flore souvent secondaire, peuvent, çà et là, se trouver quelques *Parinari excelsa* à fût développé [1], ce qui indique un développement réalisé en milieu forestier, où cet arbre est une des espèces les plus caractéristiques et les plus abondantes. Ceci laisse à penser que ces végétations de lisière, riches en espèces de régions déboisées, ont succédé à des régions périphériques des galeries forestières supérieures.

Il serait intéressant de savoir si, dans un stade ultérieur d'évolution régressive de la végétation, la prairie à *Loudetia* arriverait à remplacer progressivement cette végétation des lisières.

UNE ZONE DE CONTACT ENTRE LA PRAIRIE À *LOUDETIA* ET LA VÉGÉTATION DES LISIÈRES

Sur une surface aplanie, légèrement concave, se trouve une « mare d'hivernage » : en saison des pluies, l'eau provenant des crêtes voisines s'y accumule, imprégnant le sol, et un ruisselet en part vers le ravin du haut Cavally. C'est l'une des sources, temporaires, de ce fleuve qui, à ces altitudes, n'est qu'un torrent montagnard.

Cette légère dépression, en 1942, était occupée, en son centre, par un bosquet de petits arbres, dont nous avons alors donné la composition, paucispécifique, et constituée d'espèces des forêts basses et des lisières.

Au cours des récentes années, en relation avec les projets d'exploitation minière des monts Nimba, cette surface aplanie avait été passée au bulldozer, et le bosquet avait été arraché. Il n'en subsiste qu'un pied de *Gaertnera paniculata*, lui-même coupé à la base, et ayant régénéré trois troncs.

Autour de ce *Gaertnera* subsiste une auréole de végétation herbacée, très différente de la prairie à *Loudetia*. Des espèces typiques des sites déboisés y prédominent. La composition de cette zone herbacée est nettement différente de ce qu'elle était en 1942. La zonation varie quelque peu selon les orientations. Nous en donnons ci-après un relevé succinct, selon un transect approximativement Est-Ouest et de la périphérie vers le centre. Les plantes, et notamment les Graminées, y forment des touffes, de sorte que la végétation y est sensiblement en mosaïque :

1. Zone périphérique : *Loudetia kagerensis, Cyperus sp., Droogmansia scaettaiana, Polygala sp., Melinis minutiflora* (rare), *Setaria chevalieri, Pteridium aquilinum*, etc. ;

2. Seconde zone : *Setaria chevalieri, Dissotis capitata, Dissotis jacquesii*, rares petits *Harungana madagascariensis*, etc. ;

3. Troisième zone : *Setaria chevalieri, Pteridium aquilinum* (rare), *Sabicea globifera, Vigna sp., Harungana madagascariensis* (jeunes individus + petits spécimens morts et desséchés) ;

1. Le fût est de 4-5 mètres, soit beaucoup moins que pour les *Parinari* des fonds de ravins, dont le fût libre atteint 15-20 m. La forêt qui existait sur les pentes était évidemment bien plus basse que celle des ravins, à sol plus humide et plus épais.

4. QUATRIÈME ZONE : *Pteridium aquilinum, Melanthera sp., Dissotis capitata, D. jacquesii*, Labiée indét. ;

5. CINQUIÈME ZONE : Graminée indéterminée (stérile, en peuplement), *Melanthera sp.* ;

6. SIXIÈME ZONE : *Setaria chevalieri, Dissotis capitata, D. jacquesii* (rare) ;

7. ZONE CENTRALE : *Gaertnera paniculata* (un pied de 8 m, plus quelques semis), *Setaria chevalieri, Cyperus sp., Phyllanthus sp.*

LES AFFINITÉS DE LA PRAIRIE DES CRÊTES DU NIMBA

La Graminée *Loudetia kagerensis*, dominante dans la prairie des crêtes du Nimba, possède une aire très vaste en Afrique, particulièrement à des altitudes moyennes.

Dans l'Ouest africain, la prairie des crêtes du Loma (Sierre Leone) présente une comparable dominance de cette Graminée. On pourrait ajouter que plusieurs de ses orophytes lui sont en commun avec les crêtes du Nimba : *Helichrysum mechowianum, Gladiolus aequinoctialis, G. unguiculatus*, etc. (JAEGER & ADAM, 1980, 1981).

De même, les crêtes de la chaîne Fon-Simandou, orientée Nord-Sud, portent une semblable prairie à *Loudetia kagerensis*. Cette Graminée se retrouve sur les plateaux du Fouta-Djallon. C'est surtout avec les monts Loma et la chaîne de Fon que les affinités floristiques de la prairie du Nimba sont marquées. Cependant, il existe quelques espèces qui ne se rencontrent que sur certains de ces ensembles montagneux. La bruyère orophile *Blaeria mannii* (Engl.) Engl. (*B. nimbana* A. Chev.) paraît bien faire défaut sur les monts Loma, où les prospections assidues de JAEGER & ADAM n'ont pu déceler sa présence. La belle Orchidée prairiale *Habenaria jaegeri*, au labelle lacinié, existe au Loma (JAEGER & ADAM, 1980, 1981) et au Fon (où nous l'avons récoltée), mais fait défaut au Nimba. Pourtant le Nimba et le Fon ont des substrats et un climat comparables. La cause de ces différences paraît inconnue.

COMPARAISON AVEC LES SAVANES D'ALTITUDE DU FOUTA-DJALLON

Plus au Nord, sous un climat à saison sèche plus longue, le Fouta-Djallon, essentiellement constitué par des grès siluriens, porte de vastes étendues de savanes, généralement arborées. Elles ont remplacé les forêts montagnardes, à dominance de *Parinari excelsa*, qui ont été défrichées pour la culture et n'ont pu se reconstituer.

Ces savanes foutaniennes ont une flore (ligneuse et herbacée) bien plus riche que la prairie des crêtes du Nimba. Ceci est dû à leur continuité avec la zone des savanes soudano-guinéennes.

Sur le rebord septentrional du Fouta-Djallon, comportant des roches éruptives, on trouve à 1500 m d'altitude quelques orophytes très différents de ceux du Nimba : *Dicoma sessiliflora, Echinops longifolius* (Composées), *Pycnocycla* (Ombellifères). L'affinité est avec le massif du Bautchi, et non avec les massifs plus méridionaux, ceci pour des raisons apparemment climatiques.

L'ACTION DE L'HOMME SUR LA VÉGÉTATION DES CRÊTES DU NIMBA

Alors que les plateaux du Fouta-Djallon (1000-1500 m) ont été peuplés par l'homme depuis des siècles au moins (d'abord par les Diallonkés puis par les Foulas), la chaîne abrupte

du Nimba paraît bien n'avoir jamais été habitée. Certes, dans la forêt des basses pentes avaient été établis des champs et des hameaux de culture, ce qui explique la structure souvent secondarisée de ces forêts, surtout dans la partie Nord-orientale. Mais les régions supérieures non boisées ne présentent aucun indice d'habitats humains anciens. La raison en est sans aucun doute à la fois l'extrême raideur des pentes, l'absence quasi-générale de surfaces planes, la minceur des sols (que l'*harmattan* de la saison sèche rend extrêmement secs), l'absence d'eau (les sources n'étant que vers 1400-1500 m dans les fonds de ravins).

Certes, nous avons trouvé, dans une petite grotte, vers 1500 m, quelques tessons de poterie, apparemment récents. Sans doute étaient-ils le témoin d'un campement de chasseurs. Car, si le Nimba supérieur paraît n'avoir jamais été habité, il était couramment parcouru par les chasseurs, venus des villages de la plaine et des basses pentes.

L'époque moderne a cependant vu une considérable modification de la végétation par l'homme. L'immense richesse en fer de la chaîne du Nimba a suscité des projets d'exploitation. Des travaux préliminaires ont été entrepris, avec des prospections et l'établissement de cartes. Des routes rudimentaires, souvent très raides, ont été tracées au bulldozer jusqu'aux crêtes. L'influence sur la végétation a été considérable, à la fois par des transports de diaspores et par la modification du substrat édaphique.

La Graminée américaine *Melinis minutiflora* qui, en 1942, était réduite à des stations de moyenne altitude — particulièrement au contact de la forêt inférieure, où elle formait des peuplements — est montée jusqu'aux crêtes; comme une marée, elle s'étend sur la prairie à *Loudetia kagerensis*, surcîmant cette espèce. De loin les surfaces envahies par le *Melinis* se reconnaissent à leur teinte foncée. Cette invasion laisse augurer de profondes modifications floristiques de la prairie des crêtes au cours des prochaines décennies.

Les crêtes, démunies d'arbres à l'origine (à part quelques substrats rocheux protégés des feux), portent maintenant, en bien des endroits, des petits arbres et des arbustes, dont certains sont issus des flores planitiaires. La cause en est à la fois dans un transport de diaspores et dans une modification du substrat, où les cailloutis repoussés par les bulldozers constituent un milieu favorable pour les racines des ligneux.

C'est ainsi que l'on trouve, particulièrement le long des chemins récemment tracés, des arbustes et petits arbres appartenant à la flore des fourrés secondaires de plaine : *Harungana madagascariensis, Trema guineensis, Albizia adianthifolia*, etc. De même, la Composée rudérale *Ageratum conyzoides* a par endroits atteint les régions supérieures.

Les amas des cailloutis, en forme de talus, bordant les chemins tracés par les engins, ont grandement favorisé le *Dissotis grandiflora*, initialement localisé, notamment dans les lisières. En décembre, cette splendide Mélastomatacée aux fleurs rouges forme, le long des routes, une bordure continue, fleurie comme dans un parc. Les cailloutis entassés par les engins ont également étendu largement l'aire d'*Osbeckia porteresii*, très petite Mélastomatacée ligneuse.

La physionomie végétale des régions supérieures du Nimba guinéen est ainsi profondément modifiée.

LA SAVANE DES ALTITUDES MOYENNES DU NIMBA GUINÉEN

Au-dessous des crêtes, on rencontre notamment des contreforts aplanis, à faible pente. Sur l'un d'eux, au-dessus de Zouguépo, nous avions, en 1942, observé une savane arborée,





FIG. 1. — **1**, la prairie des crêtes Nord-Est du Nimba, avec des reliques de forêt à *Parinari excelsa* (Chrysobalanacées) dans les thalwegs ; **2**, pentes du Nimba Nord-Est couvertes de la prairie à *Loudetia kagerensis*.

avec *Syzygium guineense* var. *macrocarpum, Protea occidentalis* Beard [1], *Ochna hillii*, etc., avec un tapis graminéen assez riche (*Loudetia sp*., etc.). Les petits arbres atteignaient 5 à 8 mètres de hauteur ; en raison de la présence d'un tronc développé, il nous est apparu logique de qualifier ces ligneux d'*arbres*, et non d'*arbustes*, malgré le critère couramment admis de la hauteur de 7 mètres pour séparer ces deux catégories de ligneux.

En 1983, nous avons pu voir une station très localisée de *Protea* sur une pente assez raide, vers 1400 m. Leur hauteur ne dépassait pas 1 mètre environ, et ils n'étaient pas ramifiés. Cette structure était vraisemblablement le résultat des feux.

La présence de petits arbres est fréquente dans les régions les plus basses de la prairie montagnarde, au voisinage de la lisière de la forêt. Il s'agit essentiellement d'arbres des savanes du piedmont : *Bridelia ferruginea, Ficus capensis, Syzygium guineense* var. *macrocarpum*. Le *Melinis* est fréquent près de la lisière.

On notera que la flore de ces savanes arborées de moyenne altitude est beaucoup plus pauvre (notamment en ligneux) que celle de la zone des savanes soudano-guinéennes. Ceci est manifestement dû au fait qu'elle en est séparée par une barrière forestière. Il y a là un argument pour leur origine secondaire et non relictuelle.

La chaîne de Fon, située plus au Nord, et orientée Nord-Sud, possède sur ses bas et moyens contreforts orientaux une flore savanicole bien plus riche, tant en herbacées qu'en ligneux, fait qui est dû à leur continuité avec les savanes de la plaine.

LES OROPHYTES DES CRÊTES DU NIMBA

Bien qu'il s'agisse d'altitudes modestes — sans commune mesure avec les hauts massifs de l'Afrique orientale — les régions supérieures du Nimba possèdent un certain nombre d'espèces montagnardes, à aire géographique plus ou moins vaste, qui peuvent être qualifiées d'orophytes. Leur nombre est évidemment restreint.

Quelques-uns sont les vicariants d'espèces des plaines, d'autres (et c'est la plupart) n'ont aucun homologue planitiaire et se retrouvent, identiques ou représentés par les espèces voisines, sur d'autres massifs montagneux africains.

La liste, dans la mesure des prospections réalisées, en est la suivante :

Blaeria mannii (= *B. nimbana* A. Chev.), bruyère vivant sur les substrats rocailleux, et se retrouvant sur le mont Cameroun ; il n'existe en Afrique tropicale aucune bruyère aux basses altitudes ; au cours de nos prospections (de 1942 à 1983), nous n'avons rencontré ce *Blaeria* qu'un petit nombre de fois, soit sous forme de jeunes spécimens, à une seule tige, soit sous forme d'une touffe de tiges issues d'une souche ligneuse ; la plante ne forme jamais de peuplements, et se rencontre sous forme de petites touffes isolées, hautes de 20-50 cm.

Thesium tenuissimum, plante à port éphédroïde localisée sur des sols gravillonneux, et se retrouvant sur d'autres montagnes d'Afrique.

Helichrysum mechowianum, épars en prairie et dans certaines éclaircies de la forêt ; se retrouve dans d'autres régions ouest-africaines.

1. Qui était alors considéré comme conspécifique de *P. angolensis* Welw. d'Afrique du Sud.

Euphorbia depauperata, herbe ayant l'aspect des euphorbes d'Europe ; rare au Nimba, cette espèce a une aire africaine assez vaste, et se retrouve dans les montagnes d'Abyssinie.

Osbeckia porteresii, petite Mélastomatacée sous-arbustive, ligneuse, vicariante des *Osbeckia* de plaine et paraissant ne pas exister ailleurs qu'au Nimba, où elle vit sur des substrats rocailleux.

Gladiolus unguiculatus et *G. aequinoctialis*, Iridacées à belles fleurs, qui se retrouvent sur d'autres massifs ouest-africains.

On pourrait également citer, parmi les espèces montagnardes, bien qu'il existe aussi à des altitudes moyennes, le *Protea occidentalis* ; on sait que les Protéacées sont un élément important de la flore du Cap et se retrouvent sur bon nombre de montagnes africaines ; ces plantes pourraient, si l'on admet l'hypothèse de CHRIST (1892), faire partie de la *Randflora*, issue d'une très ancienne flore sèche africaine, comme ce serait aussi le cas pour les bruyères (voir plus loin).

Si certains de ces orophytes se retrouvent sur d'autres montagnes — ouest-africaines notamment — il y a lieu de souligner que plusieurs font défaut sur les massifs voisins. Nous avons rappelé plus haut que la bruyère *Blaeria mannii* n'existe pas au Loma, et semblerait aussi faire défaut sur la chaîne Fon-Simandou (Guinée), pourtant si proche, géologiquement et climatiquement, du Nimba. Nous avons également rappelé que la spectaculaire Orchidée terrestre *Habenaria jaegeri*, au labelle lacinié-penné, qui existe au Loma et au Fon-Simandou, paraît bien être absente au Nimba. Ces irrégularités de dispersion posent évidemment un problème. Difficilement explicables par de seules causes écologiques, ne pourraient-elles avoir leur origine dans la dispersion aléatoire des diaspores, ou dans la faible superficie des crêtes des montagnes ouest-africaines ?

Toujours est-il qu'il convient de souligner que les espèces orophiles du Nimba vivent sur les substrats essentiellement rocailleux, rocheux ou gravillonneux.

A ce propos, signalons une curieuse observation récente. En suivant, en 1983, un chemin tracé au bulldozer, nous avons eu la surprise de rencontrer, sur une surface rocheuse verticale récemment taillée par les engins, un grand nombre de semis (hauts de 10-15 cm, et en fleurs) du *Blaeria*. Ceci illustre à la fois la préférence rupicole de cette bruyère, et sa possibilité de dissémination et de germination, sans doute à partir d'une touffe invisible dans les escarpements abrupts voisins.

ESSAI D'INTERPRÉTATION DE LA PRAIRIE DES CRÊTES ET DE SON HISTOIRE

L'interprétation d'un type de végétation et de son histoire probable peut se faire, en l'absence de données palynologiques, à partir de deux bases : d'une part la structure actuelle du peuplement végétal, d'autre part l'existence des espèces à aire discontinue, et particulièrement des orophytes.

En ce qui concerne le premier point, on notera que les « formations de lisière » comportent des espèces fréquentant habituellement les zones récemment déboisées. Ce fait, et aussi la densité et la hauteur de cette végétation, sont des arguments pour l'existence d'un sol plus riche que celui de la prairie, et donc en faveur d'une déforestation récente. Conclusion qui est confortée par la présence sporadique de quelques *Parinari excelsa*, à port forestier, dans

cette végétation des lisières. Ces faits inclinent à penser que ces zones de lisière correspondent à l'aire de forêts (plus basses que celles des ravins) récemment détruites par les feux, la lisière forestière s'étant stabilisée à la hauteur des corniches qu'un ancien niveau d'érosion forme au-dessus des vallées mineures actuelles.

Une comparaison avec la chaîne du Fon-Simandou fournit également des arguments dans ce sens. On sait que le Fon-Simandou, un peu au Nord-Est du Nimba, est très comparable à ce dernier, par son altitude, son modelé, son substrat géologique très ferrugineux, ses sols, sa végétation forestière à *Parinari excelsa* dominant, et sa vaste prairie montagnarde à *Loudetia kagerensis*. Cette chaîne est cependant orientée Nord-Sud, son versant occidental étant exposé aux vents humides de la saison des pluies.

La forêt montagnarde atteignait localement la crête du Fon il y a encore quelques années. Elle fut abattue vers 1950 pour des levées topographiques. Nous avions, peu après, parcouru cette crête, où les gros troncs des *Parinari* abattus gisaient sous une végétation secondaire dense, arbustive et herbacée floristiquement comparable aux « zones de lisière » du Nimba. En dehors de cette formation végétale, des *Parinari* épars, à port forestier, mais moins hauts que ceux des ravins, se rencontraient en prairie, entourés d'une végétation de lisière.

De plus, sur le versant occidental du pic de Fon, exposé aux vents humides de la saison des pluies, il existait, encore récemment (et il existe très vraisemblablement encore) sur les pentes (et en dehors des ravins boisés), des lambeaux de forêt basse, riches en *Gaertnera*. On peut donc penser que de telles forêts, il y a peu de décennies, étaient encore développées sur ces pentes, en plus des forêts plus hautes localisées dans les ravins.

Pour en revenir au Nimba, les faits cités plus hauts amènent à l'idée que des forêts (moins hautes que les galeries forestières des ravins) existaient sur les pentes. Ces forêts étaient fragiles, et les feux, presque annuels jusqu'à la mise en réserve de la montagne, les ont détruites, ne laissant subsister que quelques rares arbres relictuels. Des forêts, assez basses, existaient donc très vraisemblablement, il y a quelques siècles encore, sur une bonne partie des crêtes du Nimba.

A cette conclusion paraît, a priori, s'opposer l'existence, sur les crêtes du Nimba, d'orophytes non forestiers, probablement en place depuis une époque ancienne. Ils témoignent de l'existence d'espaces non boisés ayant existé depuis longtemps sur les crêtes. Il serait extrêmement peu probable que ces orophytes soient venus s'installer grâce à des transports lointains de diaspores. On imagine mal une graine de *Blaeria* venue du mont Cameroun, et tombant exactement sur un substrat rocailleux des crêtes du Nimba. Et l'on pourrait de même très difficilement admettre qu'une graine de cette même bruyère soit venue tomber sur le mont Cameroun, provenant alors de la région du Cap, où le genre *Blaeria* est représenté. Des considérations similaires sont également valables pour les autres orophytes.

Si nous quittons le Nimba pour d'autres montagnes africaines, nous trouvons des problèmes homologues. Dans le massif des Dans[1] (Côte d'Ivoire), sur le mont Momy, CHEVALIER avait rencontré le petit arbre *Olea hochstetteri*, déjà connu sur les montagnes d'Abyssinie. La même espèce a été retrouvée par ADAM et moi-même dans le massif du Ziama (Guinée), vers 1300 m, où il existe en lisière de forêts basses, au contact de clairières naturelles, liées au bombement de la dalle granitique. Il paraîtrait tout à fait invraisemblable que des

1. Ou monts de Droupolé.

graines de cet *Olea* soient venues, par un transport lointain, depuis l'Abyssinie jusqu'à ces stations très spécialisées. On est donc amené à penser que la dispersion de cet *Olea*[1] s'est faite de proche en proche, sous un climat différent et à travers une végétation extrêmement différente de l'actuelle. On pourrait, par exemple, l'imaginer sous un climat moins chaud, sans doute plus sec, sous lequel vivait une végétation moins haute, moins dense, que l'actuelle forêt guinéo-équatoriale. Ceci amène à évoquer la théorie de CHRIST (1892)[2], imaginant, au Tertiaire, avant l'invasion des flores tropicales actuelles, un climat plus sec ayant permis une vaste extension d'une flore ancienne, qui, par la suite, n'aurait survécu que dans des stations particulières : sites rocheux, régions marginales de l'Afrique (d'où son nom de *Randflora*). Une telle interprétation paraît s'appliquer aux quelques orophytes du Nimba supérieur[3].

Comme nous l'avons souligné plus haut, ces orophytes sont plus ou moins inféodés à des substrats rocheux ou rocailleux. On peut donc penser que, si des forêts basses ont recouvert, au moins en grande partie, les régions supérieures du Nimba, celles-ci portaient cependant, dans leurs parties les plus rocailleuses, des régions non boisées, refuges des orophytes. Par la suite, les feux, surtout anthropiques (et plus rarement naturels, et sans doute alors de moindre envergure, en raison des pluies des orages), auraient progressivement élargi l'aire de ces clairières, jusqu'à en faire l'actuelle « prairie des crêtes », et élargissant en même temps les stations des orophytes. La prairie des crêtes du Nimba, initialement naturelle et réduite, serait donc, dans cette hypothèse, due aux feux sous sa forme actuelle.

BIBLIOGRAPHIE

ADAM, J. G., 1971-1983. — *Flore descriptive des Monts Nimba (Côte-d'Ivoire, Guinée, Liberia).* 6 volumes, 2181 p., 1057 pl.

ADJANOHOUN, E., 1965. — *Végétation des savanes et des rochers découverts en Côte-d'Ivoire centrale.* Mém. ORSTOM 7, 178 p. + annexes.

CHRIST, H., 1892. — La flore dite « ancienne africaine ». *Arch. Sc. Phys. et Nat. Genève* 28 : 1-48.

JAEGER, P. & ADAM, J. G., 1980, 1981. — Recensement des végétaux vasculaires des Monts Loma (Sierra Leone) et des pays de piedmont. *Boissiera* 32, 301 p., 38 phot., 50 fig. ; 33, 397 p., 54 phot., 91 fig.

JAEGER, P. & ADAM, J. G., 1981. — La prairie montagnarde des Monts Loma (Sierra Leone). *Bolm. Soc. Brot.* 53, ser. 2 : 1341-1396, 17 fig.

LECLERC, J. C., RICHARD-MOLARD, J., LAMOTTE, M., ROUGERIE, G. & PORTÈRES, R., 1955. — La chaîne du Nimba. Essai géographique. *Mém. Inst. Fr. Afr. Noire, Dakar* 43, 271 p., 64 fig., 54 pl. phot.

SCHNELL, R., 1951 (1952). — Végétation et flore des Monts Nimba (Afrique occidentale française). *Vegetatio* 3 (6) : 349-406.

SCHNELL, R., 1952. — Végétation et flore de la région montagneuse du Nimba. *Mém. Inst. Fr. Afr. Noire, Dakar* 22, 604 p., 42 fig., 50 phot.

1. Le genre *Olea* est un genre africain, surtout représenté en Afrique du Sud. L'olivier méditerranéen n'en est qu'un représentant périphérique.

2. La vieille hypothèse de CHRIST s'est trouvée confortée par des travaux plus récents qui ont mis en évidence, au début du Tertiaire, des flores tropicales au niveau d'actuelles zones tempérées : flore du *London Clay*, bois fossiles tropicaux en Afrique du Nord. Les régions africaines situées plus au Sud auraient pu avoir une flore non tropicale.

3. C'est très vraisemblablement plutôt au Tertiaire qu'auraient pu s'effectuer ces migrations d'orophytes. Il paraît peu vraisemblable que ces migrations aient eu lieu lors des phases sèches du Quaternaire : les flores tropicales étaient alors déjà en place, et les vicissitudes climatiques n'auraient pu que les faire avancer ou reculer en latitude, sans réaliser des climats propices aux orophytes.

graines de ces Olea soient venues, par un truchement [illegible], depuis l'Abyssinie jusqu'à ces massifs très [illegible] ont été [illegible], il paraît que la dispersion de [illegible] se produit sous un climat différent de [illegible] différente de l'actuelle. On pourrait, par exemple, l'imaginer sous un climat moins chaud, [illegible] plus sec [illegible] végétation [illegible] que l'actuelle forêt [illegible] Cela [illegible] à l'époque [illegible] (1952) [illegible] l'Afrique, avant l'invasion des forêts [illegible] une extension d'une flore ancienne, qui par la suite [illegible] que dans des stations particulières [illegible] régions [illegible] Une telle interprétation paraît s'appliquer aux quelques [illegible]

Comme dans l'ensemble [illegible] la flore [illegible] On peut donc penser que [illegible] en grande partie, [illegible] dans leurs parties les plus [illegible] ; les deux [illegible] avaient [illegible] en raison [illegible] jusqu'à [illegible] La [illegible] nous [illegible] cette hypothèse [illegible]

BIBLIOGRAPHIE

ADAM, J. G., 1971-1983. — Flore descriptive des Monts Nimba (Côte-d'Ivoire, Guinée, Libéria). 6 volumes, 2184 p., 1067 pl.

[illegible], E., 1969. — [illegible]

[illegible], H., 1932. — La flore dite « montagnarde africaine » [illegible]

JAEGER, P. & ADAM, J. G., [illegible], 1981. — [illegible] Monts Loma (Sierra [illegible]

JAEGER, P. & ADAM, J. G., [illegible] — La prairie montagnarde [illegible]

[illegible] 1975. — La [illegible]

[illegible] — Les [illegible]

SCHNELL, R., 1952. — Végétation et flore de la région montagneuse du Nimba. Mém. Inst. fr. Afr. Noire 22, 604 p., 42 fig., 39 pl.

1. [illegible]

2. [illegible]

3. [illegible]

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 153-166.

Quelques données quantitatives sur les formations herbacées d'altitude des monts Nimba (Ouest africain)

A. Fournier

Résumé : Des données sur la structure ainsi que sur les phytomasses aérienne et souterraine de quelques savanes d'altitude de la chaîne du Nimba (8°20′ à 8°25′ W, 7°35′ à 7°45′ N) sont présentées. Comparées à d'autres données originales concernant les savanes de plaine en zones pré-forestière et soudanienne, ces valeurs de phytomasse se révèlent élevées malgré la minceur des sols. Bien qu'ils présentent quelques caractéristiques propres, ces écosystèmes d'altitude font indiscutablement partie du groupe des savanes forestières.

Summary : Data on structure as well as aboveground and underground phytomasses of some mountain savannas in the Nimba Chain (8°20′ to 8°25′ W, 7°35′ to 7°45′ N) are presented. When compared with data regarding plain savannas in the periforest and sudanian zones, the obtained figures of phytomasses are high despite the thinness of the soil. Although they possess their own characteristics these mountain ecosystems unquestionnably belong to the group of periforest savannas.

Anne Fournier, O.R.S.T.O.M., E.N.S., Laboratoire de Zoologie, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05, France.

Le massif du Nimba est un lieu tout à fait exceptionnel en Afrique de l'Ouest ; il possède à la fois des particularités géologiques et géomorphologiques uniques, une grande variété d'écosystèmes et une série d'espèces endémiques (Lamotte, 1947, 1949, 1983 ; Lamotte & Roy, 1961*a* et *b*, 1962 ; Schnell, 1952, 1968 ; Leclerc et al., 1949, 1955 ; Adam, 1971*a* et *b*, 1975*a* et *b*, 1981, 1983 ; Jaeger & Adam, 1980, 1981). Cette richesse naturelle du Nimba est menacée parce qu'il renferme un minerai de fer à haute teneur ; la dégradation de sa partie libérienne, où l'exploitation minière a commencé, est d'ailleurs déjà très avancée.

La protection des zones encore non perturbées s'organise avec l'inscription par l'UNESCO sur la liste du Patrimoine Mondial de la partie guinéenne (1981) et de la partie ivoirienne (1982) du massif. L'instauration d'une réserve biologique intégrale en 1944 avait alors assuré une protection très stricte et les contrôles, quoique moins sévères, qui ont subsisté par la suite, ont toutefois permis de maintenir jusqu'à présent des zones non perturbées.

Les études scientifiques qui, à l'époque de la réserve intégrale, ont abouti à plusieurs ouvrages consacrés à la flore, à la faune et à la géographie devraient pouvoir se poursuivre dans ce nouveau cadre.

Si un remarquable travail de phytogéographie sur le Nimba a été réalisé par Schnell (1952), les études de type quantitatif n'y avaient pas encore débuté, exception faite des quelques mesures de phytomasse herbacée de Lamotte (Curry-Lindhall & Lamotte, 1964). De telles études sont cependant nécessaires pour tenter de comprendre le fonctionnement des

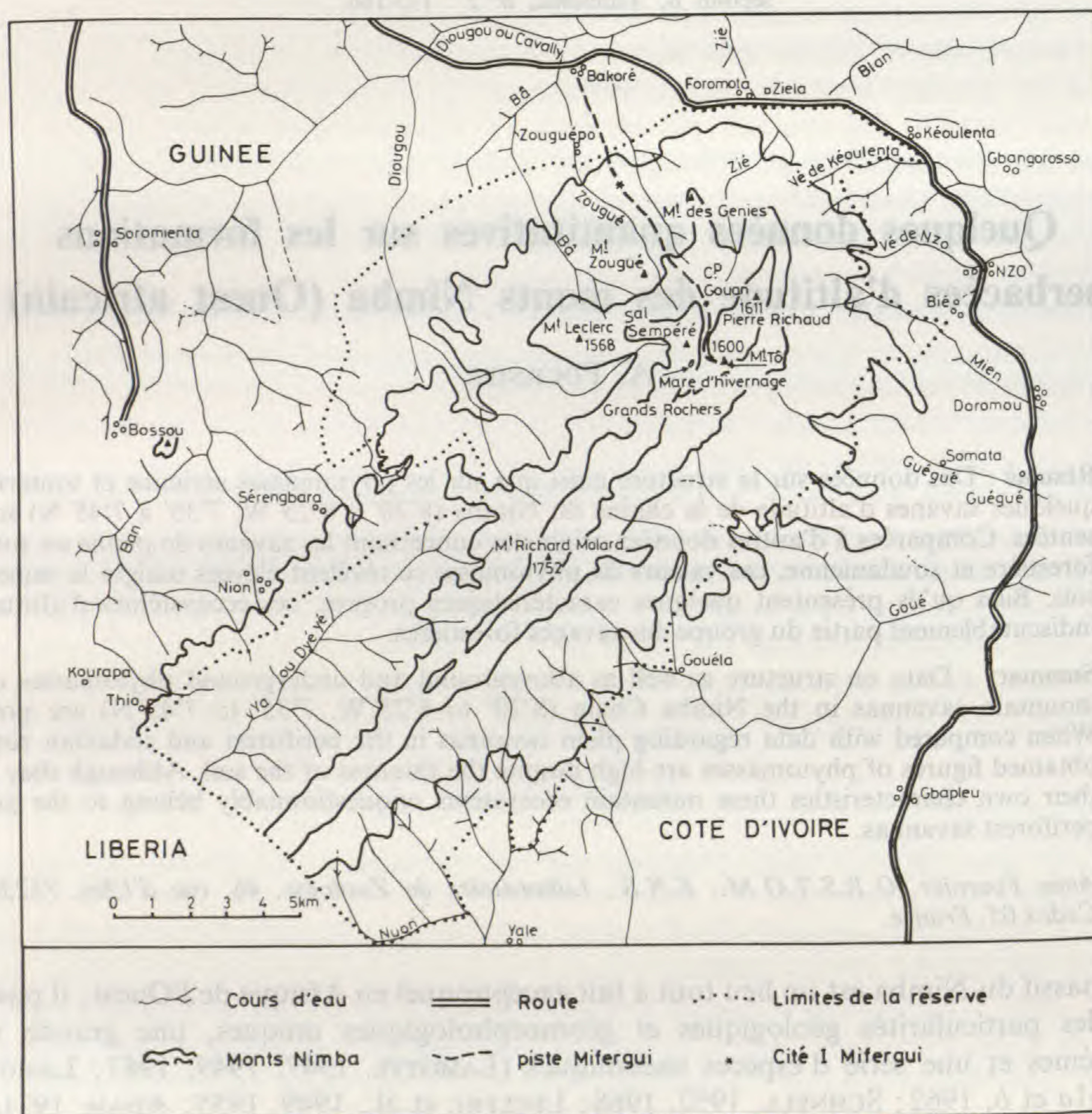


FIG. 1. — Carte des Monts Nimba.

écosystèmes dont la production primaire est un élément de base. Les quelques données de phytomasse présentées ici, fondées sur la classique méthode de la récolte, sont un premier pas dans cette direction. Elles ont été réunies pendant trois séjours en 1981 et 1983, dont deux correspondaient à des stages de terrain organisés sous la direction du Professeur LAMOTTE par l'UNESCO à la demande du gouvernement de la Guinée. Toute l'équipe de l'I.N.R.D.G.[1] ainsi que J. POISSONET ont contribué à l'acquisition des résultats.

C'est dans la partie nord-est de la chaîne, depuis les Grands Rochers jusqu'aux Monts Sempéré et au Pierré Richaud, que les relevés ont été effectués (Fig. 1). En dépit de certaines perturbations apportées par la prospection minière, en particulier le tracé de pistes, la zone comporte encore des formations végétales intactes.

1. I.N.R.D.G. : Institut National de Recherche et de Documentation de la Guinée, actuellement I.C.C.R.D.G., Institut Central de Coordination de Recherche et de Développement de la Guinée.

LE CADRE NATUREL

1. Géographie

Dans l'Ouest africain il n'existe que deux zones véritablement montagneuses : le complexe Cameroun—Bauchi et le complexe Fouta-Djallon—dorsale guinéenne. La dorsale guinéenne, qui s'étire sur environ 400 km depuis la région de Man en Côte d'Ivoire jusqu'aux Monts Loma en Sierra Léone, se compose d'un groupe de massifs d'une altitude relative d'un millier de mètres au-dessus des piedmonts qui les séparent. La chaîne du Nimba, à la frontière de la Guinée, de la Côte d'Ivoire et du Liberia est l'un d'entre eux. Culminant au Mont Richard-Molard (1752 m) et large de 8 à 10 km, elle s'étend sur une quarantaine de km de longueur selon une direction sud-ouest nord-est (Leclerc et al., 1955).

2. Géologie

Il s'agit d'un massif précambrien de schiste vert métamorphique sur un socle plus ancien de roches cristallisées, essentiellement des granites et des gneiss. Ces roches ont été redressées par des plissements précambriens à structure isoclinale caractéristique. Le schiste vert renferme une formation rubanée de fer, l'itabirite du Nimba, qui constitue par endroits d'importants gisements de minerai de fer. Depuis le piedmont jusqu'aux crêtes s'étagent plusieurs niveaux d'érosion, fossilisés par des cuirasses ferrugineuses subhorizontales (Lamotte & Routhier, 1943 ; Lamotte & Rougerie, 1953*a* et *b* ; Leclerc et al., 1949, 1955).

3. Climat

Le climat des Monts Nimba se caractérise par une pluviosité annuelle de 1700 à 2600 mm avec un seul maximum net en septembre et une unique saison sèche de 2 à 3 mois entre novembre ou décembre et février. Le massif est toutefois très proche de la latitude où s'individualise la petite saison sèche et il n'y existe pas de mois totalement sec, c'est pourquoi Schnell (1952) qualifie son climat de « subéquatorial » (Leclerc et al., 1955).

Les régions supérieures se singularisent par des moyennes thermiques plus basses et par l'abondance des brouillards qui, présents environ 7 mois par an au-dessus de 1000 m (avril-septembre), peuvent persister des journées entières. Ces particularités ont une forte influence sur l'écologie du milieu d'altitude dont le climat doit être qualifié de « subéquatorial montagnard » (Schnell, 1952).

4. Végétation

La chaîne du Nimba se situe à la limite climatique de la forêt dense stable et le rôle des conditions édaphiques y est prépondérant. Les vastes étendues cuirassées du piedmont sont couvertes de savanes tandis que les sols de plaine, plus profonds, portent des forêts denses qui remontent le long des thalwegs jusqu'à 900 ou 1200 m et recouvrent même les crêtes dans la zone sud-ouest de la chaîne. Sur une longueur d'une quinzaine de km, tout le secteur nord-est

du Nimba au-dessus de 850 m environ, est toutefois occupé en majorité par une savane d'altitude, généralement totalement dépourvue d'arbres.

Cette savane d'origine secondaire se serait mise en place à la faveur d'une régression relativement récente de la forêt montagnarde sous l'influence humaine et se maintiendrait depuis lors grâce aux feux de brousse (SCHNELL, 1952).

L'originalité de la flore des formations herbacées d'altitude du Nimba est de se composer d'un mélange d'orophytes, qui ont vraisemblablement peuplé dans le passé les clairières édaphiques originelles, et d'espèces planitiaires banales venues des altitudes inférieures.

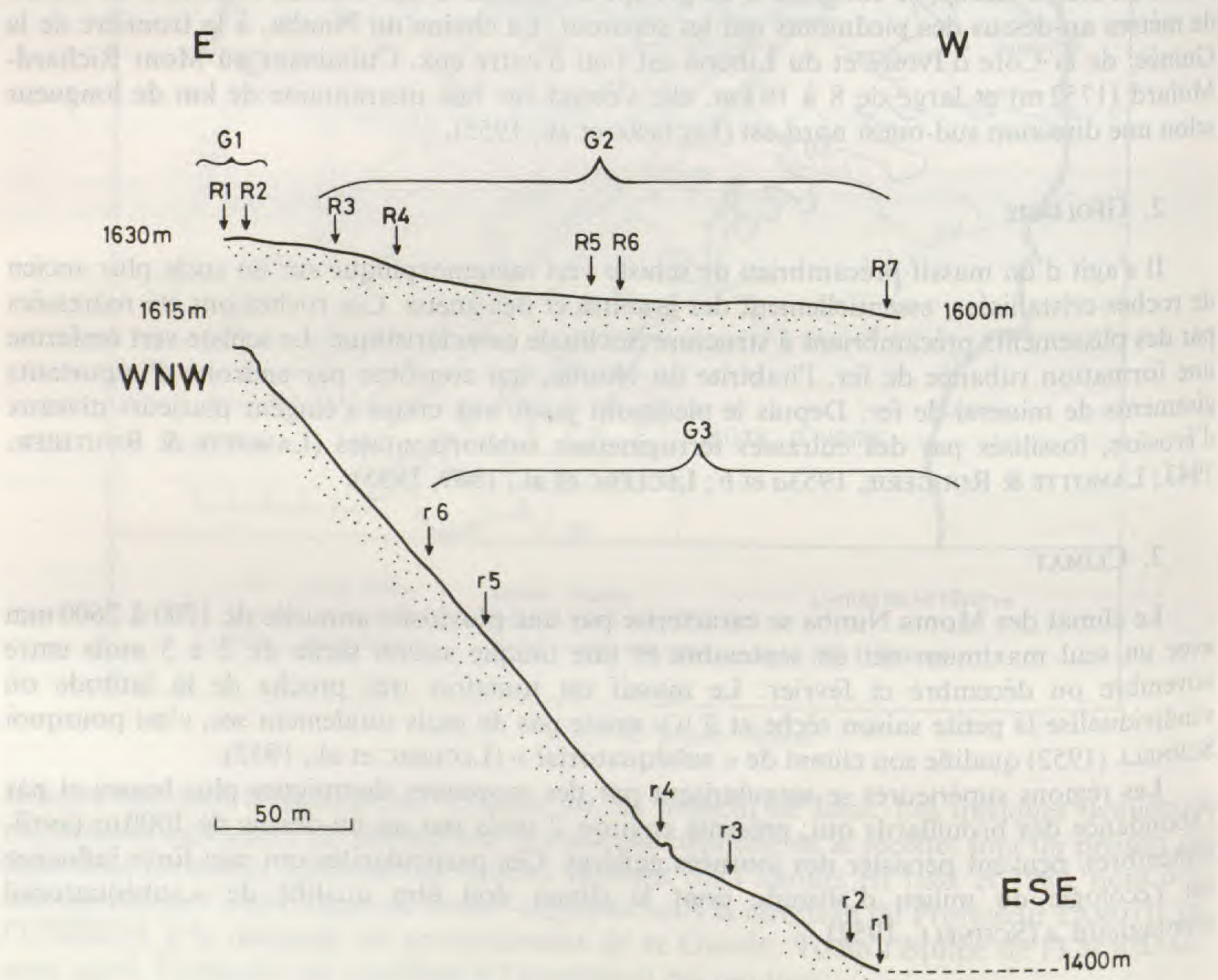


FIG. 2. — Localisation de treize relevés floristiques dans les formations herbacées d'altitude du Nimba, leur appartenance aux groupements floristiques définis dans le texte. **G1** : Groupement 1 (1620-1650 m), *Andropogon schirensis* et *Dolichos nimbaensis*; **G2** : Groupement 2 (1600-1620 m), *Dolichos tonkouiensis*; **G3** : Groupement 3 (1400-1600 m), *Dissotis jacquesii* et *Indigofera atriceps*; R1 à R7 et r1 à r6 : emplacement des relevés floristiques.

RÉSULTATS

1. Quelques précisions physionomiques et phytosociologiques sur les formations herbacées d'altitude.

Au Nimba, la physionomie des formations d'altitude, peuplées pour l'essentiel d'espèces vivaces herbacées ou suffrutescentes, est marquée par la prédominance des Graminées qui atteignent par endroits des tailles de l'ordre de 1,30 m ; il s'agit donc alors de savanes plutôt que de prairies.

Leur composition floristique, assez homogène comme d'ailleurs celle des prairies étudiées par Jaeger & Adam (1980) aux Monts Loma, est caractérisée par la présence abondante d'une Graminée, *Loudetia kagerensis*, et d'une petite Papilionacée, *Eriosema parviflorum* E. Mey. subsp. *parviflorum*. L'association a donc été dénommée *Eriosemeto-Loudetietum* par Schnell (1952) qui distingue en outre plusieurs groupements distincts de niveau hiérarchique moindre.

Dix sept relevés floristiques, répartis entre les altitudes 1400 et 1650 m environ, ont été établis en décembre 1983. Un levé topographique des deux transects le long desquels treize d'entre eux se situent a de plus été effectué (Fig. 2). Si leur analyse détaillée sort du cadre de ce travail, quelques indications doivent cependant être données. Il est possible de distinguer 3 groupements qui correspondent en gros chacun à un niveau d'altitude. Toute une série d'espèces leur est commune, certaines très abondantes comme les Graminées *Hyparrhenia subplumosa* et *Loudetia kagerensis*, d'autres moins comme par exemple *Monocymbium ceresiiforme*.

Le groupement des altitudes supérieures (1620 à 1650 m environ) se caractérise par la présence de la Graminée *Andropogon schirensis* parfois très abondante, de la Papilionacée *Dolichos nimbaensis* et de quelques autres espèces moins représentées.

Le groupement des altitudes moyennes (1600 à 1620 m) ne possède que peu d'espèces en propre, sinon *Dolichos tonkouiensis*, et représente en fait une transition entre les deux autres groupements. Avec celui des altitudes supérieures il possède en commun plusieurs espèces, parmi lesquelles *Eriosema parviflorum* subsp. *parviflorum* et *Cyanotis longifolia* Benth. var. *longifolia* peuvent être cités comme fréquents. Avec celui des altitudes inférieures ce sont par exemple *Rhytachne glabra* et *Phyllanthus alpestris* qu'il partage.

Le dernier groupement prend place aux altitudes inférieures à 1600 m ; *Dissotis jacquesii* et *Indigofera atriceps* peuvent être cités comme deux des espèces caractéristiques abondantes.

Il convient de mentionner que le groupement à *Melinis minutiflora* que Schnell signalait à 900 m en 1942 se rencontre actuellement sur les crêtes vers 1620 m. Cette plante rudérale d'origine américaine a donc continué sa progression depuis la plaine vers les sommets. Parmi les espèces citées, la moitié environ sont des orophytes et les autres de banales plantes de plaine (Tableau 1).

TABLEAU 1 : Liste des espèces citées dans le texte : orophytes (*) et espèces de plaine (—). Nomenclature d'après HUTCHINSON & DALZIEL (1954-1972).

FAMILLE	ESPÈCE Orophyte (*) ou espèce de plaine (—)
COMMELINACEAE	*Cyanotis longifolia* Benth. var. *longifolia* (—)
EUPHORBIACEAE	*Phyllantus alpestris* Beille (*)
GRAMINEAE	*Andropogon schirensis* Hochst. ex Rich. (—)
»	*Hyparrhenia subplumosa* Stapf (—)
»	*Loudetia kagerensis* (K. Schum.) C. E. Hubbard ex Hutch. (*)
»	*Melinis minutiflora* P. Beauv. (—)
»	*Monocymbium ceresiiforme* (Nees) Stapf (—)
»	*Rhytachne glabra* (Gledhill) W. D. Clayton (*)
MELASTOMATACEAE	*Dissotis jacquesii* A. Chev. (*)
PAPILIONACEAE	*Dolichos nimbaensis* Schnell (*)
»	*Dolichos tonkouiensis* Portères (*)
»	*Eriosema parviflorum* E. Mey. (—)
»	*Indigofera atriceps* Hook. f. (*)

2. QUELQUES DONNÉES STRUCTURALES SUR LA STRATE HERBACÉE DES FORMATIONS D'ALTITUDE.

Si dans de nombreux cas la physionomie des savanes d'altitude est proche de celle des formations de plaine, la présence de certaines espèces ou la taille des plantes les en différencie nettement dans quelques faciès ; un exemple va en être donné.

Le premier point d'échantillonnage, situé à 1610 m sur la ligne de crête entre le Mont Tô et la Mare d'Hivernage présente une pente de 10 % à exposition nord-est ; il appartient au groupement floristique des altitudes moyennes précédemment défini. A son maximum de développement, la végétation y atteint seulement 40 à 60 cm de hauteur avec un recouvrement de l'ordre de 10 %. Le sol, d'une profondeur moyenne de 10 cm, variant localement de 5 à 20 cm, renferme de nombreux fragments de roche dont le recouvrement en surface atteint environ 50 % (47,00 ± 13,50).

Le site a été retenu car le feu de brousse survenu le 5 février 1981 en avait épargné une partie ; cette situation a permis une comparaison des structures verticales entre deux stades phénologiques différents (Fig. 3).

Pour chacun des deux milieux, brûlé et non brûlé, la microtopographie a été relevée sur une longueur de 4 m ; les plantes dont le pied touchait la ligne ont été localisées de façon précise et un schéma de chaque individu a en outre été fait sur le terrain en notant sa taille. Le type de représentation obtenu se réfère donc au recouvrement basal des végétaux, il permet la comparaison de stades phénologiques différents ainsi qu'une visualisation claire de la structure verticale. Il ne rend pas compte en revanche du recouvrement réel de la strate herbacée qui atteignait 100 % en non brûlé et dépassait 30 % en zone brûlée (Fig. 3).

Le port assez particulier des plantes, leur petite taille, la présence des touradons de *Afrotrilepis pilosa* et le fait qu'une partie des Graminées fleurissent très rapidement après les

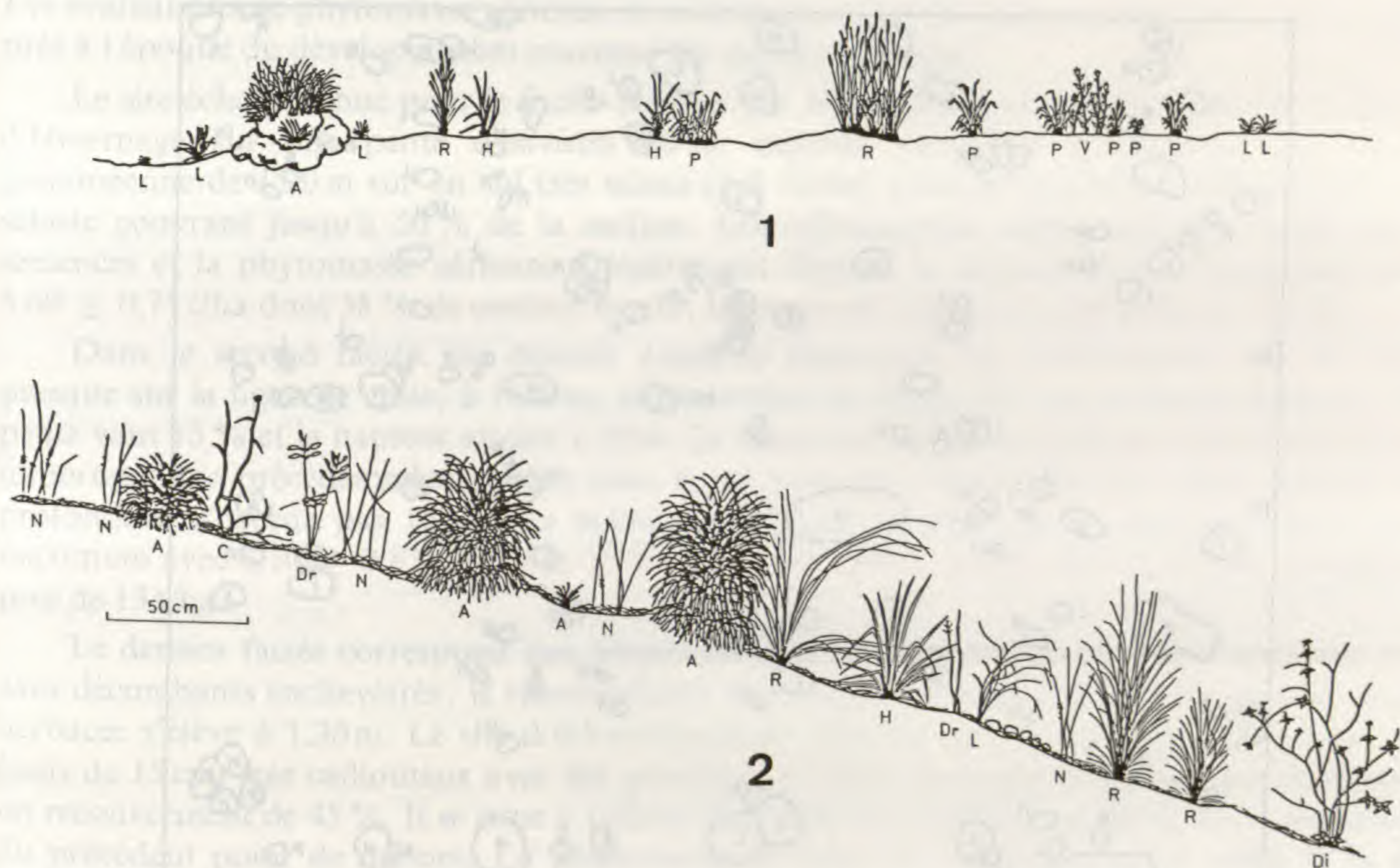


FIG. 3. — Transects présentant la structure de la végétation herbacée des crêtes du Nimba (1600 m, février 1981). **1**, zone brûlée depuis 21 jours; **2**, zone non brûlée. A, *Afrotrilepis pilosa*; C, *Cyanotis lanata*; Di, *Dissotis capitata*; Dr, *Droogmansia scaettaiana*; H, *Hyparrhenia subplumosa*; L, *Loudetia kagerensis*; N, *Nephrolepis undulata*; P, *Panicum ecklonii*; R, *Rhytachne glabra*; V, *Vernonia nimbaensis*.

feux et non pas en fin de cycle donnent à cette formation un aspect tout différent de celui des savanes de plaine.

Comme il apparaît sur le schéma, une certaine accumulation de litière se fait au cours de l'année mais tout est détruit par le passage du feu; ce fonctionnement est typique des savanes. Ce sont les curieux touradons qu'édifie la Cypéracée *Afrotrilepis pilosa*, se retrouvant d'ailleurs sur les cuirasses de piedmont, qui permettent l'accumulation de matière organique la plus efficace puisqu'ils résistent parfaitement au feu.

En dehors de la présence de ces touradons, la structure horizontale de la végétation des crêtes est tout à fait comparable à celle des formations savanicoles de plaine comme en témoigne le plan établi sur $4\,m^2$ dans la zone brûlée (Fig. 4).

3. QUELQUES VALEURS DE PHYTOMASSE MAXIMALE COMPARÉES À CELLE D'AUTRES FORMATIONS HERBACÉES D'AFRIQUE DE L'OUEST.

Si les évaluations de phytomasse aérienne fournies dans ce paragraphe pour les 4 sites étudiés sont précises, celles des masses de racines, ne reposant que sur quelques mesures, représentent seulement des ordres de grandeur. Toutes les valeurs données représentent un poids de matière sèche.

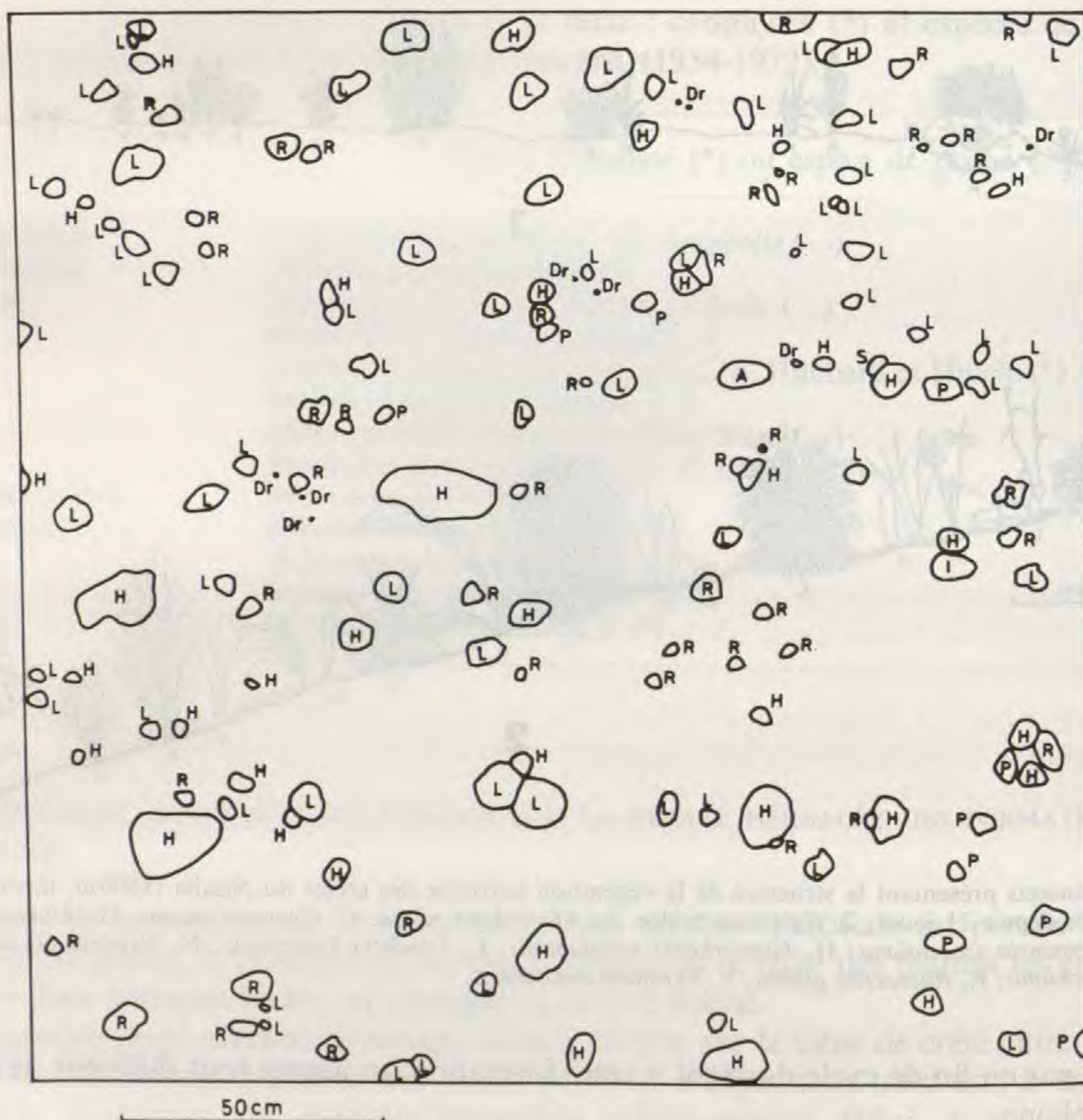


FIG. 4. — Plan de répartition des espèces herbacées pérennes sur les crêtes du Nimba à 1610 m (relevé établi en zone brûlée, le 7 mars 1981, 30 jours après les feux). Dr, *Droogmansia scaettaiana*; H, *Hyparrhenia subplumosa*; L, *Loudetia kagerensis*; M, *Monocymbium ceresiiforme*; P, *Panicum ecklonii*; R, *Rhytachne glabra*.

Une estimation de phytomasse aérienne maximale de 6,14 ± 0,56 t/ha a été obtenue en décembre 1983 pour le site de crête entre le Mont Tô et la Mare d'Hivernage. Quelques sondages réalisés à la même époque ont permis de constater que les phytomasses souterraines y valaient en moyenne 8 t/ha. Une mesure correspondant à l'époque où les plantes ont dépassé leur développement maximal et se dessèchent sur pied, perdant une partie de leur masse, a été faite en février 1981. La valeur de 5,84 t/ha qu'elle a fournie confirme l'ordre de grandeur de la précédente et donne la quantité de matière anéantie par le passage du feu. Trois sondages ont alors permis d'estimer la phytomasse souterraine à 6,5 t/ha environ.

Les trois autres sites de mesure correspondent à différents faciès à hautes herbes du groupement d'altitude. Leur physionomie est très proche de celle des savanes de plaine et la floraison des Graminées dominantes y prend place en fin de cycle, peu avant le passage du feu.

Les évaluations de phytomasse aérienne et souterraine y ont été faites en décembre 1983, à peu près à l'époque du développement maximal des parties aériennes.

Le site échantillonné pour le faciès dominé par *Hyparrhenia subplumosa* avoisine la Mare d'Hivernage sur une pente d'environ 10 %, exposée sud-ouest. Il présente une strate graminéenne de 1,20 m sur un sol très mince (1 à 10 cm) avec de nombreux affleurements de schiste couvrant jusqu'à 50 % de la surface. Les inflorescences sèches ont déjà perdu leurs semences et la phytomasse aérienne a légèrement dépassé la période de son maximum avec 5,60 ± 0,71 t/ha dont 58 % de matière morte ; la masse des racines atteint environ 12 t/ha.

Dans le second faciès, où domine *Loudetia kagerensis*, les prélèvements ont été faits presque sur la ligne de crête, à 1620 m, en contrebas du Mont Tô vers le Pierré Richaud. La pente vaut 15 % et la hauteur atteint 1,10 m. Le recouvrement de la roche en surface est moins important que précédemment (35 %) mais le sol n'est que légèrement plus épais puisque sa profondeur n'excède pas 15 cm. La masse de la partie aérienne de la végétation est à son maximum avec 6,10 ± 0,83 t/ha dont 30 % de matière morte, tandis que les racines atteignent près de 13 t/ha.

Le dernier faciès correspond aux plages envahies par la rudérale *Melinis minutiflora* aux axes décombants enchevêtrés ; le recouvrement basal des touffes est faible (5 %) mais la strate herbacée s'élève à 1,30 m. Le site d'échantillonnage présente une pente faible (5 %) et un sol épais de 15 cm, très caillouteux avec des gravillons et blocs de roche en surface qui atteignent un recouvrement de 45 %. Il se situe à 1620 m d'altitude en contrebas du Mont Tô, à proximité du précédent point de mesure. La phytomasse aérienne de 7,28 t/ha ± 1,15, dont 57 % de matière morte, correspond au maximum ; la masse des racines vaut seulement 9 t/ha environ.

Le Tableau 2 rassemble quelques valeurs de phytomasses maximales mesurées dans divers types de formations végétales herbacées d'Afrique de l'Ouest en zone préforestière et en zone soudanienne. Comparées à cet ensemble, les données des crêtes du Nimba (Tableau 3) se révèlent particulièrement élevées. Bien que situées sur des sols minces, les formations d'altitude atteignent en effet des valeurs largement supérieures à celles des plaines sur sols équivalents (cuirasses) en zone préforestière (Orumbo-Boka), en zone soudanienne (Ouango-Fitini, Nazinga) ou même au Nimba (Seringbara). La similitude de phytomasses maximales des formations sur sol cuirassé de plaine dans les trois zones peut d'ailleurs a priori paraître étonnante mais il ne faut pas perdre de vue qu'en zone soudanienne il s'agit de communautés d'herbes annuelles pour lesquelles la production primaire est sensiblement égale à la phytomasse maximale, tandis que dans les autres régions ce sont des pérennes pour lesquelles la production primaire dépasse largement la phytomasse maximale. Les valeurs rencontrées sur les crêtes sont globalement équivalentes à celles des savanes préforestières de plaine sur sols profonds (Lamto).

Les deux uniques mesures faites au Nimba sur sol profond de piedmont (Tableau 3) sont insuffisantes pour permettre une généralisation mais il est certain que la valeur obtenue à Bossou est plus représentative que celle de la plaine de Seringbara. Les savanes du type de celle de Bossou couvrent en effet d'importantes superficies tandis que le faciès à très hautes Andropogonées de Seringbara est plus localisé. Les 20 t/ha de phytomasse maximale atteintes à Seringbara sont exceptionnelles pour la région et les 5 t/ha de Bossou sont certainement une valeur plus correcte à retenir comme évaluation de la phytomasse maximale moyenne des

TABLEAU 2 : Quelques valeurs de phytomasses maximales herbacées d'Afrique de l'Ouest en zone préforestière et en zone soudanienne (poids de matière sèche).

LIEU	DATE	FORMATION VÉGÉTALE	PHYTOMASSE AÉRIENNE (t/ha)	PHYTOMASSE SOUTERRAINE (t/ha)
LAMTO	6.11.1982	Savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex*.	6,25 ± 2,69	12,40 ± 1,78
(5°02′ W, 6°13′ N)	12.11.1982		5,18 ± 0,90	
Zone préforestière	10.11.1982	Savane arbustive à Andropogonées.	7,78 ± 1,91	6,57 ± 1,78
			7,09 ± 0,75	
Côte d'Ivoire	19.11.1983	Savane arborée dense.	3,20 ± 0,70	
Pluviométrie annuelle moyenne : environ 1300 mm	14.11.1983	Formation haute à Andropogonées en lisière de galerie forestière.	14,01 ± 3,31	13,13 ± 5,74
plaine		Savane arbustive, non brûlée depuis plus de 10 ans.	8,00 ± 0,87	
ORUMBO-BOKA (4°05′16″ W, 6°02′16″ N) Côte d'Ivoire	16.11.1982	Savane herbeuse sur plateau cuirassé au sommet d'une colline.	3,79 ± 0,87	
Zone préforestière, 527 m		Formation à *Loudetia kagerensis*.	2,85	
		Faciès à *Anadelphia afzeliana*.	5,51	
OUANGO-FITINI	22.10.1982	Savane arbustive.	5,08 ± 1,12	7,89 ± 1,89
(4°01′ W, 9°35′ N)	24.10.1982	Savane herbeuse de plateau à *Loudetia simplex*.	3,54 ± 0,71	5,39 ± 1,72
Ouango-Fitini Zone soudanienne	26.10.1982	Forêt claire à *Isoberlinia doka*.	3,55 ± 0,16	
Côte d'Ivoire	28.10.1982	Savane herbeuse sur colline de roches vertes.	3,27 + 0,49	
Pluviométrie annuelle		Formations d'annuelles sur cuirasse.		
environ 1050 mm	26.10.1982	— Faciès sur sol profond (20 cm).	7,76 ± 1,34	
	25.10.1982	— Faciès à *Diheteropogon hagerupii*.	4.63 ± 0,52	
	23.10.1982 (et 3.1.1983)	— Faciès à *Loudetiopsis kerstingii*.	2,93 ± 0,58	5,34 ± 1,44
plaine	1.11.1982	Bas-fond en bord de marigot, zone arborée.	8,63 ± 1,72	
NAZINGA	31.10.1984	Savane arbustive très claire.	5,06 ± 1,64	
(2°06′ W, 11°08′ N)	1.11.1984	Savane arbustive moyennement dense.	3,65 ± 0,59	
Zone soudanienne	3.11.1984	Savane arbustive très dense.	4,22 ± 0,71	
	2.11.1984	Bas-fond herbeux.	12,22 ± 4,66	
Burkina-Faso	4.11.1984	Bas-fond arboré.	9,26 ± 2,32	
Pluviométrie annuelle	6.11.1984	Zone de cuirasse.	2,51 ± 0,89	
moyenne :	5.11.1984	Forêt claire à *Isoberlinia doka*.	2,58 ± 0,50	
environ 1000 m plaine				

TABLEAU 3 : Quelques valeurs de phytomasses maximales herbacées de la région du Nimba (Guinée), en poids de matière sèche.

LIEU	DATE	FORMATION VÉGÉTALE	PHYTOMASSE AÉRIENNE (t/ha)	PHYTOMASSE SOUTERRAINE (t/ha)
Crêtes (Sempéré, Pierré-Richaud, Mont Tô) 1650 m	12.1983	Savanes herbeuses des altitudes supérieures sur sol mince.		
		— Faciès à *Melinis minutiflora* (15 cm).	7,28 ± 1,15	~ 9
		— Faciès à *Loudetia kagerensis* et *Afrotrilepis pilosa* (10 cm).	6,14 ± 0,56	~ 6,5
		— Faciès à *Loudetia kagerensis* (15 cm).	6,10 ± 0,83	~ 13
		— Faciès à *Hyparrhenia subplumosa* (10 cm).	5,60 ± 0,71	~ 12
		Savanes des altitudes moyennes.		
Camp Gouan	2.1981	— Savane herbeuse non brûlée depuis plusieurs années (1250 m).	11,31	
Mont Zougué	3.1981	— Savane arbustive (850 m).	5,60	5,63
Cité I. Mifergui	2.1983	— Faciès de lisière perturbé non brûlé depuis plusieurs années (750 m).	5,76	
Cité I. Mifergui	2.1981	— Savane herbeuse (730 m).	7,72	
		Savanes de plaine.		
Keoulenta	2.1983	Cuirasse incluse en forêt, non brûlée depuis plusieurs années.	7,53	
Seringbara		Cuirasse brûlée annuellement : plusieurs faciès sur sol plus ou moins profond.		
		— Sol mince (10 cm).	2,75	5,48
		— Sol mince (10 cm).	3,55	9,75
	2.1981	— Sol moyen (20 cm).	6,45	9,31
		— Sol profond (25 cm).	8,79	6,77
		— Sol profond (30 cm).	5,33	
		— Sur termitière (60 cm).	13,80	22,0
	12.1983	— Sol mince (10 cm).	3,50	
		— »	3,47	
		— »	3,49	
		— »	3,24	
		— Sol moyen	5,97	
Bossou	2.1983	Savane herbeuse sur sol profond.	4,79	
Seringbara	2.1981	Savane herbeuse à hautes Andropogonées sur sol très profond (> 1 m).	19,84	7,63

savanes de piedmont sur sol profond. Il semble donc que les phytomasses des crêtes soient au moins équivalentes, sinon supérieures, à celles des sols profonds de piedmont.

Les phytomasses souterraines des formations d'altitude sont, comme il est de règle, nettement supérieures aux masses aériennes. La comparaison des valeurs ponctuelles obtenues dans les divers sites n'aurait pas beaucoup de sens vu l'imprécision d'une partie des mesures et surtout parce que l'on sait que le système racinaire est capable de rapides et importants changements de masse qui rendent nécessaire de raisonner sur des cycles complets. Quelques remarques générales peuvent cependant être faites sur les données réunies. Il faut tout d'abord signaler que les ordres de grandeur obtenus sont, comme dans le cas des parties aériennes, relativement élevées. Par ailleurs, dans tous les cas où le sol atteint 15 ou 20 cm, plus de 80 % des racines se situent dans les 10 premiers centimètres; cette localisation superficielle est conforme à celle que présentent habituellement les formations herbacées. Dans les sols profonds d'Afrique de l'Ouest en zone soudanienne comme en zone préforestière, la proportion de 80 % correspond généralement à une profondeur d'une vingtaine de centimètres. Malgré la faible épaisseur des sols d'altitude, la concentration des racines en surface se vérifie une fois de plus; il s'agit bien d'une règle très générale.

On peut dire en conclusion que les phytomasses maximales rencontrées sur les crêtes du Nimba paraissent particulièrement élevées et qu'il semble donc que les caractéristiques du milieu montagnard permettent le développement d'une végétation dense malgré la faible épaisseur des sols.

4. Premier aperçu sur le fonctionnement : la vitesse de repousse après le passage du feu.

Si les mesures de phytomasses maximales donnent une première idée de la production primaire des milieux, elles ne suffisent cependant pas. Il faut en effet rappeler que le rapport production primaire/phytomasse maximale varie selon le type de milieu : proche de 1 en zone sahélienne et pour les communautés d'annuelles en général, il peut atteindre des valeurs bien supérieures dans les savanes humides à herbes pérennes.

L'étude d'un cycle complet n'a pas encore pu être réalisée au Nimba pour évaluer la production primaire mais les vitesses de repousse après le passage du feu fournissent quelques

Tableau 4 : Vitesse de repousse après le passage du feu dans une formation herbacée des crêtes du Nimba (février-mars 1981).

Période après le feu (en jours)	Vitesse de repousse, en kg/ha/j (matière sèche)
0 à 16	25,0
16 à 23	58,1
23 à 30	71,4
30 à 40	35,0
moyenne (0 à 40)	41,8

indications. C'est sur le site de crête entre le Mont Tô et la Mare d'Hivernage que les relevés ont été faits, jusqu'à 40 jours après le passage du feu en 1981.

Les valeurs obtenues sont très élevées (Tableau 4); elles dépassent largement celles des savanes soudaniennes (11,4 et 16,4 kg/ha/j pendant les 40 premiers jours; FOURNIER, 1982) et rappellent plutôt celles des savanes préforestières (de 25 à 50 kg/ha/j environ pour les 30 premiers jours; CÉSAR, 1971; ABBADIE, 1983).

Si les résultats précédents montrent déjà que les valeurs seront élevées, des mesures sur une année restent nécessaires pour chiffrer la production primaire des milieux d'altitude du Nimba.

CONCLUSION

Les formations herbacées d'altitude du massif du Nimba présentent un certain nombre de traits originaux comme leur composition floristique qui comprend des orophytes ou même quelques endémiques en mélange avec de banales espèces de plaine ou encore comme la structure très particulière de certains faciès. D'une manière générale, malgré la minceur des sols qui les portent, leurs caractéristiques physionomiques, structurales et pondérales les apparentent cependant indiscutablement aux savanes préforestières. Leur adaptation au passage régulier des feux, la rapidité et l'intensité de la repousse après l'incendie, ainsi que l'importance des phytomasses herbacées mises en place sont typiques des savanes humides ou « formations eniautopyres » (= qui brûlent chaque année) pour lesquelles « le rythme biologique obéit plus au feu qu'au climat » (MONNIER, 1983).

L'étude détaillée des cycles de production de ces savanes d'altitude est à poursuivre pour mettre en évidence leurs particularités mais aussi leurs ressemblances avec les savanes de plaine. La connaissance de ces milieux est importante en soi, mais aussi parce qu'elle permettra de caractériser plus sûrement le type de fonctionnement de l'ensemble des écosystèmes savanicoles des régions humides d'Afrique de l'Ouest.

BIBLIOGRAPHIE

ABBADIE, L., 1983. — *Contribution à l'étude de la production primaire et du cycle de l'azote dans les savanes de Lamto (Côte d'Ivoire).* Travaux des chercheurs de la station de Lamto (Côte d'Ivoire), nº 1, 135 p.

ADAM, J. G., 1971. — Flore descriptive des Monts Nimba (Côte d'Ivoire, Guinée, Libéria). Tome 1. *Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris*, Série B, vol. 20, 529 p. Tome 2. *Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris*, Série B, vol. 21, 380 p.

ADAM, J. G., 1975. — Flore descriptive des Monts Nimba (Côte d'Ivoire, Guinée, Libéria). Tome 3. *Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris*, Série B, vol. 34, 467 p. Tome 4. *Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris*, Série B, vol. 25, 207 p.

ADAM, J. G., 1981. — *Flore descriptive des Monts Nimba (Côte d'Ivoire, Guinée, Libéria).* Tome 5. Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, 464 p.

ADAM, J. G., 1983. — *Flore descriptive des Monts Nimba (Côte d'Ivoire, Guinée, Libéria)*. Tome 6. Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, 129 p.

ANGEL, F. & LAMOTTE, M., 1944. — Note sur la biologie d'un Crapaud vivipare (Nectophrynoïdes occidentalis). *C. R. Acad. Sc. Paris* 44 : 370-372.

ANONYME, 1952. — *La Réserve Naturelle Intégrale du Mont Nimba*. Mémoires de l'Institut Français d'Afrique Noire, n° 19, Dakar.

ANONYME, 1958. — *La Réserve Naturelle Intégrale du Mont Nimba*. Mémoires de l'Institut Français d'Afrique Noire, n° 53, Dakar.

ANONYME, 1963. — *La Réserve Naturelle Intégrale du Mont Nimba*. Mémoires de l'Institut Français d'Afrique Noire, n° 66, Dakar.

CÉSAR, J., 1971. — *Étude quantitative de la strate herbacée de la savane de Lamto (moyenne Côte d'Ivoire)*. Thèse de doctorat de 3e cycle, Faculté des Sciences, Paris, 195 p.

CURRY-LINDHALL, K. & LAMOTTE, M., 1964. — *Milieu montagnard tropical*. Publication UICN, nouvelle série, n° 4. (Part II, Ecosystems and biological productivity, pp. 146-162).

FOURNIER, A., 1982. — Cycle de la biomasse herbacée dans les savanes de Ouango-Fitini. *Ann. Univ. Abidjan*, Série E, 15 : 63-94.

HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J. M., 1972. — *Flora of West Tropical Africa* (ed. 2), 3 vol., Londres.

JAEGER, P. & ADAM, J. G., 1980. — Recensement des végétaux vasculaires des Monts Loma (Sierra Léone) et des pays de piedmont. Première partie : Annonacées-Ombellifères. *Boissiera* 32, 301 p.

JAEGER, P. & ADAM, J. G., 1981. — Recensement des végétaux vasculaires des Monts Loma (Sierra Léone) et des pays de piedmont. Deuxième partie : Ébénacées-Ptéridophytes-Filicales. *Boissiera* 33, 397 p.

LAMOTTE, M., 1947. — Recherches écologiques sur le cycle saisonnier d'une savane guinéenne. *Bull. Soc. Zool. France* LXXII : 88-90.

LAMOTTE, M., 1949. — Une réserve naturelle intégrale dans le massif du Nimba (Guinée fr.). *La Terre et la Vie* 1 : 15-32.

LAMOTTE, M. & ROUTHIER, P., 1943. — Monographie géologique du Mont Nimba. Contribution à l'étude du birrimien d'A.O.F. *Bull. Soc. Géol. France* XIII : 113-124.

LAMOTTE, M. & ROUGERIE, G., 1952. — Nature et origine du relief de la dorsale guinéenne. *C. R. Acad. Sc. Paris* 235 : 1144-1146.

LAMOTTE, M. & ROY, R., 1961. — L'endémisme dans la faune orophile du Mont Nimba (Guinée). *C. R. Acad. Sc. Paris* 252 : 4209-4210.

LAMOTTE, M. & ROY, R., 1961. — La zonation de la faune au Mont Nimba (Guinée). *C. R. Acad. Sc. Paris* 252 : 4040-4042.

LAMOTTE, M. & ROY, R., 1962. — Les traits principaux du peuplement animal de la prairie montagnarde du Mont Nimba (Guinée). *Rech. afr. Études guinéennes*, N.S., 1 : 11-30.

LECLERC, J. CH., LAMOTTE, M. & RICHARD-MOLARD, J., 1949. — Niveaux et cycles d'érosion dans le massif du Nimba (Haute Guinée fr.). *C. R. Acad. Sc. Paris* 228 : 1510-1512.

LECLERC, J. CH., RICHARD-MOLARD, J., LAMOTTE, M., ROUGERIE, G. & PORTÈRES, R., 1955. — *La chaîne du Nimba : essai géographique*. Mémoires de l'Institut Français d'Afrique Noire, n° 40, 270 p., Dakar.

MONNIER, Y., 1981. — *La poussière et la cendre*. Agence de Coopération Culturelle et Technique, 252 p.

SCHNELL, R., 1952. — *Végétation et flore de la région montagneuse du Nimba*. Mémoires de l'Institut Français d'Afrique Noire, n° 22, 630 p., Dakar.

SCHNELL, R., 1968. — Guinée. *In* Conservation of Vegetation in Africa South of the Sahara. (Proceedings of an A.E.T.F.A.T.-Symposium in Uppsala, sept. 1966). *Acta Phytogeographica Suecica* 54 : 69-72.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia* n° 2 : 167-175.

Species vicariance in the Mexican flora and description of a new species of *Salvia* (*Lamiaceae*)

T. P. RAMAMOORTHY & D. H. LORENCE

Summary : The previously overlooked role of vicariance in contributing to species richness in the Mexican flora is discussed. Examples of vicariant species pairs in four genera belonging to three families are presented : *Ruellia* (*Acanthaceae*), *Salvia* (*Lamiaceae*), *Deppea* and *Randia* (*Rubiaceae*). Evolution of these and other vicariants probably occurred through fragmentation of ancestral populations and subsequent differentiation by allopatry. A new species of *Salvia* (*S. manantlanensis* Ramamoorthy) is described.

Résumé : Le rôle de la vicariance, auparavant négligé, et sa contribution à l'enrichissement de la flore mexicaine sont discutés. Des exemples d'espèces vicariantes de quatre genres appartenant à trois familles sont présentés : *Ruellia* (*Acanthaceae*), *Salvia* (*Lamiaceae*), *Deppea* et *Randia* (*Rubiaceae*). Leur évolution, ainsi que celle d'autres vicariants, s'est probablement produite de manière allopatrique par fragmentation des populations ancestrales suivie de différenciation. Une nouvelle espèce de *Salvia* (*S. manantlanensis* Ramamoorthy) est décrite.

T. P. Ramamoorthy, Instituto de Biologia, Apartado Postal 70-233, Universidad Nacional Autónoma de México, Del. Coyoacán, C.U., 04510 México, D.F., México.
David H. Lorence, Pacific Tropical Botanical Gardens, P.O. Box 340, Kawai, Hawaii, 96765, U.S.A.

The flora of Mexico is not only rich, with over 20,000 species of vascular plants (RZEDOWSKI, 1978), but is also of great phytogeographical interest as its elements are made up of three different floristic provinces : the Madrean, the Caribbean and Californian (TAKHTAJAN, 1969 ; RAVEN & AXELROD, 1978). In addition, both generic and specific endemism appear to be quite high. Among the vascular plants we estimate species endemism to be as high as 60-65 % and the number of genera endemic to Mexico to exceed 300 (RAMAMOORTHY & LORENCE, submitted).

Among the factors that contribute to species richness in Mexico, vicariance appears to be a primary one, although it seems to have been previously overlooked judging by its absence from literature on Mexican botany (e.g., KAPLAN LANGMAN, 1964). CAIN (1944) defined vicarious species as " closely related allopatric species which have descended from a common ancestral population and attained spatial isolation ". CUTLER (1972) demonstrated vicariance in intercontinental groups, and BRAMWELL (1972) documented it in the flora of Canary Islands. Vicarious species in the montane floras of Europe and East Africa have been discussed by KORNAS (1972) and HEDBERG (1972). In our studies we have come across a number of examples of vicariance in the Mexican flora and present four of these here.

RUELLIA L.

Ruellia L. (*Acanthaceae*) of the tribe *Ruellieae* Nees *emend.* Bremekamp (1944) is a large, morphologically variable genus of 250 species or more and is both tropical and subtropical in distribution. The morphological variation displayed by the species of this genus is impressive, and their taxonomy is involved. LINDAU's (1895) circumscription is adopted here, and the unifying characters are the contorted aestivation of the corolla lobes and the spheroidal or ellipsoidal, three or more porate, reticulate, spinulose or banded pollen grains.

The primary centers of diversity of the genus are Indo-Malaya, Brazil, Africa, and Mexico and Central America (LONG, 1970). In Mexico the genus is represented by over 40 species, and the occurrence of many of these species is very local, suggesting evolution by fragmentation. The variation in the shape, size and color of the corolla is very pronounced, and this may be due to adaptation to various pollinators. Among the several species pairs in the genus occurring in Mexico, *Ruellia bourgaei* Hemsl. and *R. palmeri* Greenm. constitute an excellent example.

Both species are characterized by their large, gibbous corollas with exserted stamens, and both are apparently visited by bats (CHAVEZ, 1974; W. LOPEZ-FORMENT, pers. comm.). The pale green, pale yellow or white corollas are strikingly similar in shape, differing only in their sizes (Fig. 1, *a, d*). The two are further distinguished from one another by their petioles : winged in *R. bourgaei* (Fig. 1, *b*), unwinged in *R. palmeri* (Fig. 1, *c*), and by their inflorescences : an elongate raceme in the former (Fig. 1, *c*), and a condensed raceme in the latter (Fig. 1, *f*). In addition, the two species are geographically isolated (Fig. 3). *Ruellia bourgaei* is presently known from the states of Jalisco through Hidalgo, the Distrito Federal to Puebla where it is generally found above 1,600 m, whereas *R. palmeri* occurs from Michoacan through Guerrero to Oaxaca and is generally found below 1,600 m. The remarkable similarities in floral structure suggest a commong origin for these two species, but their differentiation is largely due to allopatry, probably reinforced by selection by bats.

SALVIA L.

Salvia L. (*Lamiaceae*) of the tribe *Monardeae* (BENTHAM, 1848) is a large genus of about 900 species (STANDLEY & WILLIAMS, 1973) distributed in both tropical and subtropical parts of the world. In the Americas the genus is represented by over 500 species (STANDLEY & WILLIAMS, 1973), most of which belong to *Salvia* subg. *Calosphace* (EPLING, 1936, 1939). In Mexico, *Salvia* is represented by over 275 species (RAMAMOORTHY, 1984*a*, 1984*b*, 1984*c*). These species of *Salvia* subg. *Calosphace* have been placed in 105 sections (EPLING, 1936, 1939, 1957), many of which are difficult to tell apart, suggesting monophyly for the group. The variation in Mexican *Salvia* is very pronounced, and the genus occurs predominantly in the *Pinus, Quercus,* and *Abies* forests, usually above 1,000 m. There are a number of examples of species pairs in the genus in Mexico, and one is presented here.

Two blue flowered species belonging to *Salvia* sect. *Uliginosae* are closely related and allopatric : *S. hintonii* Epling from Guerrero and *S. manantlanensis* Ramamoorthy from

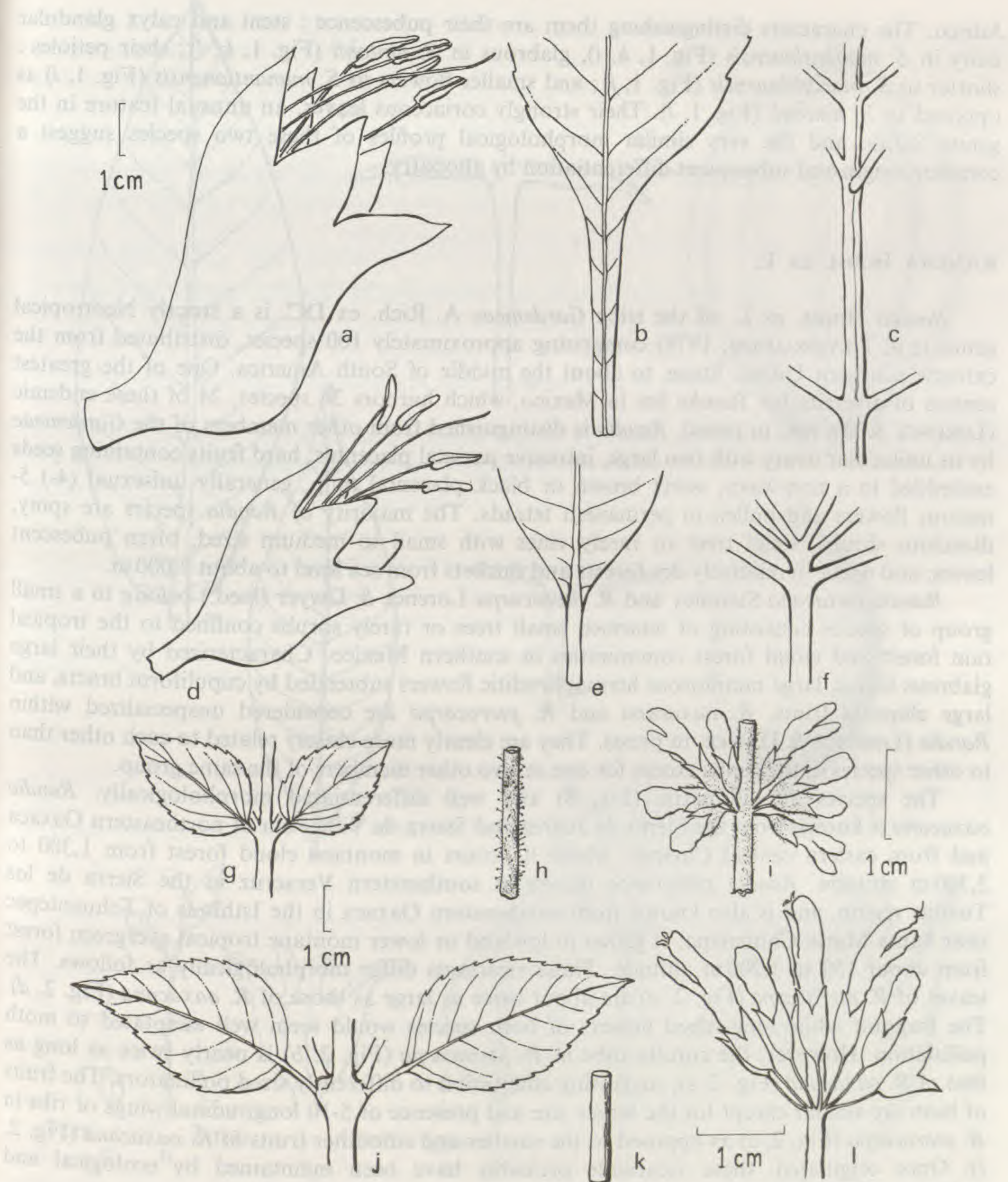


FIG. 1. — **Ruellia bourgaei** : **a**, flower ; **b**, petiole ; **c**, axis of inflorescence (all *Pringle 4500*, MEXU). — **Ruellia palmeri** : **d**, flower ; **e**, petiole ; **f**, axis of inflorescence (all *Ernst 2560*, MEXU). — **Salvia manantlanensis** : **g**, node with leaves ; **h**, stem ; **i**, verticil of flowers (all *Sorensen et al. 7968*, MEXU). — **Salvia hintonii** : **j**, node with leaves ; **k**, stem ; **l**, verticil of flowers (all *Hinton 14096*, MEXU).

Jalisco. The characters distinguishing them are their pubescence : stem and calyx glandular hairy in *S. manantlanensis* (Fig. 1, *h, i*), glabrous in *S. hintonii* (Fig. 1, *k, l*); their petioles: shorter in *S. manantlanensis* (Fig. 1, *j*); and smaller flowers in *S. manantlanensis* (Fig. 1, *i*) as opposed to *S. hintonii* (Fig. 1, *l*). Their strongly coriaceous leaves, an unusual feature in the genus *Salvia*, and the very similar morphological profiles of these two species suggest a common origin and subsequent differentiation by allopatry.

RANDIA Houst. ex L.

Randia Houst. ex L. of the tribe *Gardenieae* A. Rich. ex DC. is a strictly Neotropical genus (e.g. TIRVENGADUM, 1978) comprising approximately 100 species, distributed from the extreme southern United States to about the middle of South America. One of the greatest centers of diversity for *Randia* lies in Mexico, which harbors 34 species, 24 of these endemic (LORENCE & DWYER, in press). *Randia* is distinguished from other members of the *Gardenieae* by its unilocular ovary with two large, intrusive parietal placentas, hard fruits containing seeds embedded in a non-waxy, sweet brown or black placental pulp, generally unisexual (4-) 5-merous flowers and pollen in permanent tetrads. The majority of *Randia* species are spiny, dioecious shrubs, small trees or rarely vines with small to medium sized, often pubescent leaves, and occur in relatively dry forests and thickets from sea level to about 2,000 m.

Randia oaxacana Standley and *R. pterocarpa* Lorence & Dwyer (ined.) belong to a small group of species consisting of unarmed small trees or rarely shrubs confined to the tropical rain forest and cloud forest communities in southern Mexico. Characterized by their large glabrous leaves, large ramiflorous hermaphroditic flowers subtended by cupuliform bracts, and large ellipsoid fruits, *R. oaxacana* and *R. pterocarpa* are considered unspecialized within *Randia* (LORENCE & DWYER, in press). They are clearly more closely related to each other than to other species in the genus except for one or two other members of the same group.

The species are allopatric (Fig. 3) and well differentiated morphologically. *Randia oaxacana* is known from the Sierra de Juárez and Sierra de Villa Alta of northeastern Oaxaca and from eastern central Chiapas, where it occurs in montane cloud forest from 1,300 to 2,300 m altitude. *Randia pterocarpa* occurs in southeastern Veracruz in the Sierra de los Tuxtlas region, and is also known from southeastern Oaxaca in the Isthmus of Tehuantepec near Santa María Chimalapa. It grows in lowland or lower montane tropical evergreen forest from about 150 to 1,200 m altitude. These vicariants differ morphologically as follows. The leaves of *R. pterocarpa* (Fig. 2, *a*) are about twice as large as those of *R. oaxacana* (Fig. 2, *d*). The fragrant white long-tubed flowers of both species would seem well adaptated to moth pollination. However, the corolla tube in *R. pterocarpa* (Fig. 2, *b*) is nearly twice as long as that of *R. oaxacana* (Fig. 2, *e*), suggesting adaptation to differently sized pollinators. The fruits of both are similar except for the larger size and presence of 5-10 longitudinal wings or ribs in *R. pterocarpa* (Fig. 2, *c*) as opposed to the smaller and smoother fruits of *R. oaxacana* (Fig. 2, *f*). Once originated, these vicariants probably have been maintained by ecological and pollinator differences.

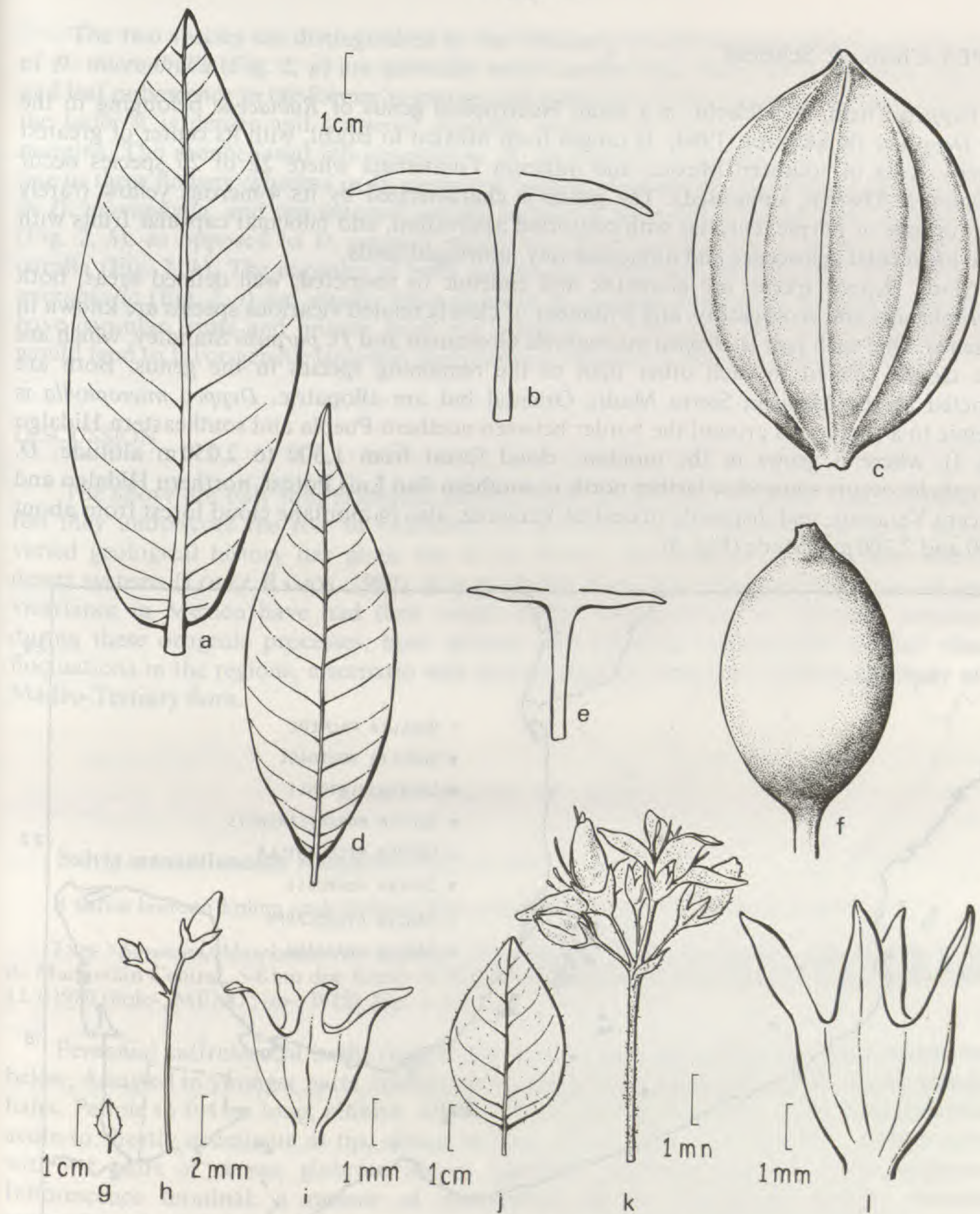


FIG. 2. — **Randia pterocarpa** : **a**, leaf ; **b**, corolla (both *Dressler & Jones 29*, MEXU) ; **c**, fruit (*Calzada 811*, MEXU). — **Randia oaxacana** : **d**, leaf ; **e**, corolla (both *Lorence 4189*, MEXU) ; **f**, fruit (*Lorence 4374*, MEXU). — **Deppea microphylla** : **g**, leaf ; **h**, inflorescence ; **i**, fruit (all *Hernandez 4186*, MEXU). — **Deppea purpusii** : **j**, leaf ; **k**, inflorescence ; **l**, fruit (all *Medillin s.n.*, April 1910, MEXU).

DEPPEA Chem. & Schlecht.

Deppea Chem. & Schlecht. is a small Neotropical genus of *Rubiaceae* belonging to the tribe *Deppeeae* (KIRKBRIDE, 1984). It ranges from Mexico to Brazil, with its center of greatest diversity lying in southern Mexico and adjacent Guatemala where 22 of 25 species occur (LORENCE & DWYER, submitted). The genus is characterized by its 4-merous yellow (rarely white, orange or purple) corollas with contorted aestivation, and bilocular capsular fruits with apical loculicidal dehiscence and numerous tiny, unwinged seeds.

Many *Deppea* species are allopatric and endemic to restricted, well defined areas, both geographically and ecologically, and a number of closely related vicarious species are known in the genus. One such pair is *Deppea microphylla* Greenman and *D. purpusii* Standley, which are more closely related to each other than to the remaining species in the genus. Both are restricted to the Mexican Sierra Madre Oriental but are allopatric. *Deppea microphylla* is endemic to a small area around the border between northern Puebla and southeastern Hidalgo (Fig. 3), where it grows in the montane cloud forest from 1,500 to 2,050 m altitude. *D. microphylla* occurs somewhat farther north in southern San Luis Potosi, northern Hidalgo and adjacent Veracruz, and disjunctly in central Veracruz, also in montane cloud forest from about 1,000 and 2,200 m altitude (Fig. 3).

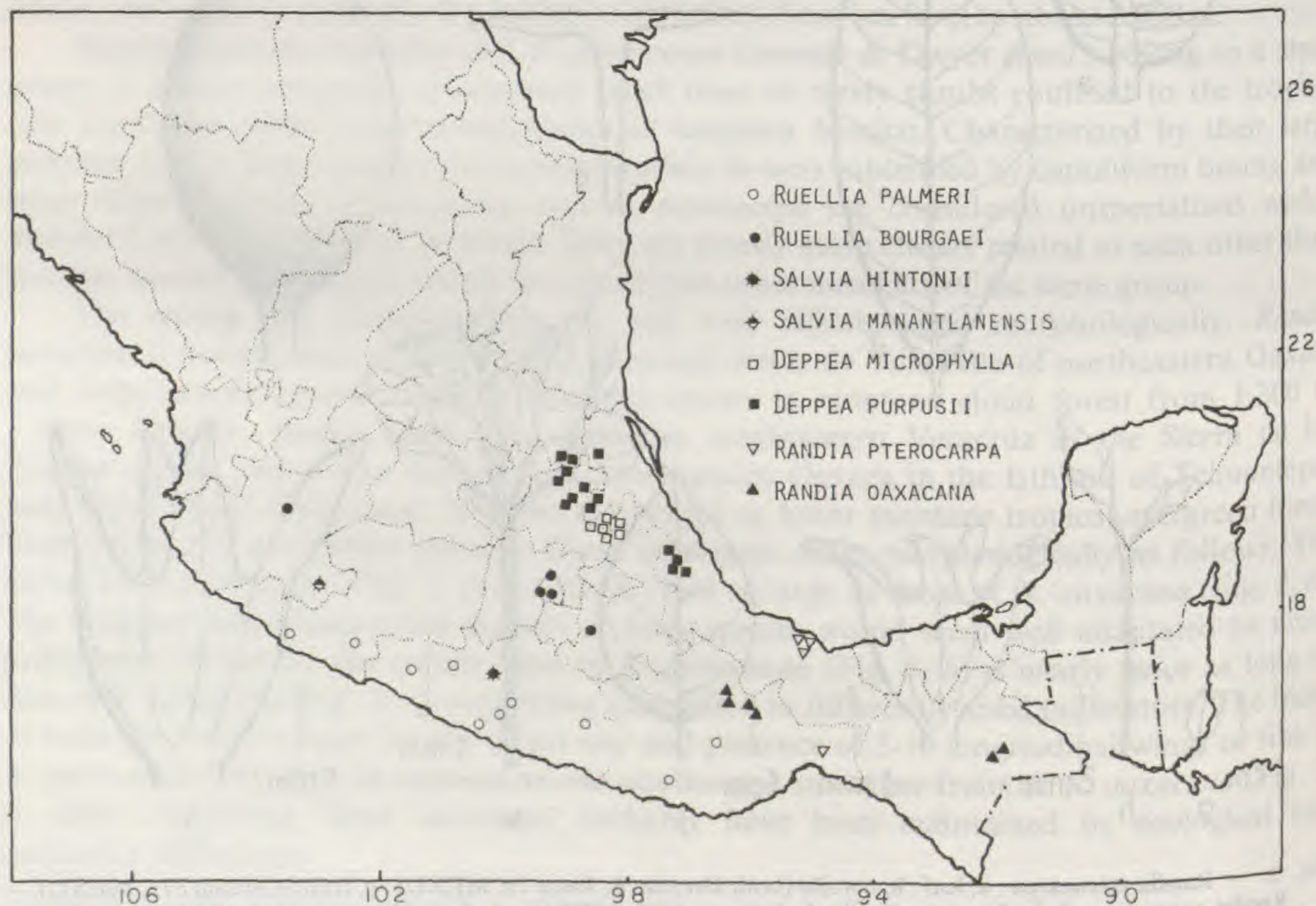


FIG. 3. — Southern Mexico, showing distribution of *Ruellia bourgaei, R. palmeri, Salvia manantlanensis, S. hintonii, Deppea microphylla, D. purpusii, Randia oaxacana* and *R. pterocarpa*.

The two species are distinguished by the following morphological differences. The leaves of *D. microphylla* (Fig. 2, *g*) are generally much smaller than those of *D. purpusii* (Fig. 2, *j*), and leaf pubescence in the former is sparser and restricted to the margins and veins, whereas in the latter it is denser and scattered over the adaxial leaf surface as well as the veins and margins. The monochasial inflorescence in *D. microphylla* is reduced and composed of only one to three flowers, whereas in *D. purpusii* it is (2-)4-14-flowered. The flowers are also smaller in *D. microphylla*, and the external corolla surface is glabrous or rarely with scattered hairs (Fig. 2, *h*), as opposed to *D. purpusii* which has larger flowers with a moderately hirtellous corolla (Fig. 2, *k*). The capsules of both species are similar morphologically, but those of *D. microphylla* (Fig. 2, *i*) are smaller than those of *D. purpusii* (Fig. 2, *l*). All species of *Deppea* have capsular fruits and minute seeds not adapted for dispersal over long distances, which would tend to favor genetic isolation and resulting vicarism in fragmented populations.

DISCUSSION

The above are only four examples selected from among many possible ones; however, we feel they underscore the role of vicariance in the evolution of the Mexican flora. Mexico's varied geological history has given rise to its present day complex of mountain, river and desert systems (LOPEZ RAMOS, 1982). It is probable, then, that numerous incidence of species vicariance in Mexico have had their origin in the fragmentation of ancestral populations during these orogenic processes, both tectonic and volcanic, accompanied by past climatic fluctuations in the regions, a scenario well documented by AXELROD (1958) in his study of the Madro-Tertiary flora.

A NEW SPECIES OF *SALVIA* L.

Salvia manantlanensis Ramamoorthy, *sp. nov.*

A Salvia hintonii Epling *caule trichomatibus glanduliferis et petiolo breviore distinguinda.*

TYPE: *Sorensen, Matekaitis, Iltis & Shatz 7968*, Mexico: Jalisco, El Chante, upper E slope of Sierra de Manantlán Central, 5-6 km due South of Rincón de Manantlán, *Pinus-Quercus* forest, 2,200-2,400 m, 12.1.1980 (holo-, MEXU; iso-, WIS). Fig. 1, *g-i*.

Perennial suffrutescent herbs (height not known) with thick rhizome. Stem mostly terete below, 4-angled in younger parts, tomentose to villous with white multicelled, viscid, glandular hairs. Petiole to 0.4 cm long, pinkish, white villous; leaf-blades ovate, rarely ovate-lanceolate, acute to shortly acuminate at tip, obtuse at base, 2-5 cm long, 1-2.5 cm wide, crenate-serrate, with 4-5 pairs of nerves, glabrous above, markedly glandular-punctate below, coriaceous. Inflorescence terminal, a raceme of interrupted, up to 12-flowered whorls; internodes separating whorls 0.4-4 cm long, tomentose with spreading viscid glandular hairs. Bracts ovate, acuminate, ca. 0.7 cm long, ca. 0.5 cm wide, drying dark red, pilose with white hairs, early deciduous. Pedicel to 0.6 cm long, tomentose with viscid glandular hairs. Calyx ca. 0.7 cm long, ca. 0.3 cm wide, maroon, densely tomentose with viscid glandular hairs, bearing scattered

sessile glands between nerves, 3-lobed, upper one 7-nerved, all lobes long acuminate. Corolla 1.6 cm long (tube ca. 0.8 × 0.3 cm, glabrous, epapillate), lilac, blue or white, the upper lip ca. 0.6 cm long, galeate, densely bearded, bearing scattered sessile glands, the lower lip ca. 0.8 cm long, bearing many sessile glands below towards the base, 3-lobed, the laterals shorter, rounded, the middle larger, ca. 0.4 × 0.6 cm, undulate, indistinctly bilobed. Stamens 2, included, filament ca. 2.2 mm long, the rudder ca. 4 mm long, 1 mm wide, produced into an acuminate tooth above, the connective ca. 3 mm long, the anther ca. 1.2 mm long, the connective at point of articulation with the filament produced into a downward facing globose tooth. Ovules to 1 mm tall; gynobase horn as tall as the ovules; style 1.3 cm long, densely bearded above, divided with the upper fork longer than the lower. Seeds presently not known. Flowering January.

MATERIAL STUDIED. — MEXICO : Jalisco, El Chante, Upper E slope of Sierra de Manantlán Central, on lumber road S of San Miguel "meadows", 5-6 km due S of Rincón de Manantlán, *Iltis et al. 2609* (MEXU, WIS), *Sorensen et al. 7968* (type); ca. 6 km WSW of Rincón de Manantlán, *Iltis et al. 1323* (MEXU, WIS).

ACKNOWLEDGMENT : We thank Elvia ESPARZA for Figures 1 and 2, Felipe VILLEGAS for Figure 3, and Fernando CHIANG for the Latin diagnosis; CONACYT (Mexico) grants PCCBBNA 021142 to TPR and PCECBNA 021719 to DHL are gratefully, acknowledged.

REFERENCES

AXELROD, D. I., 1958. — Evolution of the Madro-Tertiary Geoflora. *Bot. Rev.* 24 : 433-509.

BENTHAM, G., 1848. — Labiatae. *In* CANDOLLE, A. P. DE, *Prodromus* 12 : 27-603.

BRAMWELL, D., 1972. — *Endemism in the flora of the Canary Islands. In* VALENTINE, D. H., *Taxonomy, Phytogeography and Evolution.* Academic Press, London, New York : 141-159.

BREMEKAMP, C. E. B., 1944. — Materials for a monograph of the Strobilanthinae (Acanthaceae). *Verh. Nederl. Akad. Wet. Afd. Natuurk.*, sect. 2, 41 (1) : 1-306, pl. 1-6.

CAIN, S. A., 1944. — *Foundations of Plant Geography.* Harper, New York.

CHAVEZ, P. R., 1974. — Observaciones en el polen de plantas con probable polinización quiropterófila. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol., Méx.* 21 : 115-143.

CUTLER, D. F., 1972. — *Vicarious species of Restionaceae in Africa, Australia and South America. In* VALENTINE, D. H., *Taxonomy, Phytogeography and Evolution.* Academic Press, London, New York : 73-83.

EPLING, C., 1936. — Synopsis of the South American Labiatae. *Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih.* 85 (1-3) : 1-288.

EPLING, C., 1939. — A revision of Salvia subgenus Calosphace. *Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih.* 110 : 1-383.

EPLING, C., 1957. — Supplementary notes on American Labiatae. *Brittonia* 8 : 297-313.

HEDBERG, O., 1973. — *Adaptive evolution in a tropical-alpine environment. In* HEYWOOD, V. H., *Taxonomy and Ecology.* Academic Press, New York, London : 71-92.

KAPLAN LANGMAN, I., 1964. — *A Selected Guide to the Literature on the Flowering Plants of Mexico.* University of Pennsylvania Press, 1015 p.

KIRKBRIDE, J. H., Jr., 1984. — Manipulus Rubiacearum III. Deppeeae, a new tribe of Rubioideae (Rubiaceae). *Brittonia* 36 (3) : 317-320.

KORNAS, J., 1972. — *Corresponding taxa and their ecological background in the forests of temperate Eurasia and North America. In* VALENTINE, D. H., *Taxonomy, Phytogeography and Evolution.* Academic Press, London, New York : 37-59.

LINDAU, G., 1895. — Acanthaceae. *Nat. Pflanzenfam.* IV, 36 : 274-354.

LONG, R. W., 1970. — The genera of Acanthaceae in the Southeastern United States. *J. Arnold Arb.* 51 (3) : 257-309.

LOPEZ RAMOS, E., 1982. — *Geologia de México.* Vol. 1-3. Edicion Escolar, México, D.F.

LORENCE, D. H. & DWYER, J. D., (in press). — New taxa and a name in Mexican and Central American *Randia* (Rubiaceae, Gardenieae). *Bol. Soc. Bot. México* 47.

LORENCE, D. H. & DWYER, J. D., (submitted). — A revision of *Deppea* (Rubiaceae). (Submitted to *Ann. Missouri Bot. Gard.*).

RAMAMOORTHY, T. P., 1984*a*. — Notes on *Salvia* (Labiatae) in Mexico with three new species. *J. Arnold Arb.* 65 : 135-143.

RAMAMOORTHY, T. P., 1984*b*. — A new species of *Salvia* (Lamiaceae) from the Sierra de Los Tuxtlas. *Pl. Syst. Evol.* 146 : 141-143.

RAMAMOORTHY, T. P., 1984*c*. — A new species of *Salvia* (Lamiaceae) from Mexico. *Brittonia* 36 : 297-299.

RAMAMOORTHY, T. P. & LORENCE, D. H., (submitted). — Generic endemism in the Mexican flora. (Submitted to *J. Arnold Arb.*).

RAVEN, P. H. & AXELROD, D. I., 1978. — Origin and relationships of the California flora. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 72 : 1-134.

RZEDOWSKI, J., 1978. — *Vegetación de México.* Limusa, Mexico, D.F.

STANDLEY, P. C. & WILLIAMS, L. O., 1973. — Labiatae, in Flora of Guatemala. *Fieldiana, Bot.*, 24 (9) : 237-317.

TAKHTAJAN, A., 1969. — *Flowering plants : Origin and Dispersal.* Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

TIRVENGADUM, D. D., 1978. — A synopsis of the Rubiaceae-Gardenieae of Ceylon (Sri Lanka). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. (Paris)*, 3e sér., nº 521, Nov.-Déc. 1978, Botanique, 35 : 3-33.

[illegible], 1984 — [illegible] a new genus of [illegible] Phytogeography. Brittonia 36 (3): 313-320.

[illegible] A., 1977 — [illegible] and their ecological background in the history of [illegible] Mexico and North America. In VALENTINE, D. H., Taxonomy, Phytogeography and Evolution. Academic Press, London, New York: 7-59.

[illegible] C., 1882 — [illegible]

[illegible] F. W., 1976 — The genera of [illegible] in the southeastern United States. J. Arnold Arb. [illegible]

[illegible], 1985 — [illegible] de México. [illegible] México, D.F.

[illegible] D. H. & DWYER, J. D. (in press) — [illegible]

[illegible] D. H. & DWYER, J. D. (unpublished) — A revision of [illegible] [Submitted to Ann. Missouri Bot. Gard.]

[illegible] — [illegible]

[illegible], T. F., 1966 — A new species of [illegible] from the Sierra de Los [illegible] 100: 141-143.

[illegible] — A new species of [illegible] from Mexico. [illegible]

[illegible], T. F. & LORENCE, D. H. (unpublished) — [illegible] [Submitted to J. Arnold Arb.]

RAVEN, P. H. & AXELROD, D. I., 1978 — Origin and relationships of the California flora. Univ. Calif. Publ. Bot. 72: 1-134.

RZEDOWSKI, J., 1978 — Vegetación de México. Limusa, México, D.F.

STANDLEY, P. C. & WILLIAMS, L. O., 1973 — [illegible] of Guatemala. Fieldiana, Bot. 24 (9): [illegible]

[illegible] A., 1966 — [illegible] Origin and Dispersal. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

[illegible], D. D., 1978 — A synopsis of the [illegible]

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, nº 2 : 177-194.

La différenciation de populations d'*Ornithogalum kochii* Parl. (*Liliaceae*) au Maroc et en Espagne : Essai biosystématique

J. MORET, O. AZZIOUI, H. COUDERC & R. GORENFLOT

Résumé : Des populations d'*Ornithogalum kochii* Parl. du Maroc et d'Espagne sont étudiées d'un point de vue biosystématique. Sur le plan caryologique, toutes les populations sont à $2n = 2x = 18$ chromosomes, mais présentent une variation de la forme d'une paire de chromosomes (pas toujours la même) : présence de satellites ou de constrictions secondaires suivant les populations. Sur le plan morphologique, les populations du Moyen Atlas et du Haut Atlas marocains apparaissent suffisamment différenciées pour justifier la création d'une sous-espèce nouvelle : *Ornithogalum kochii* Parl. subsp. *gorenflotii* Moret. Des croisements expérimentaux sont réalisés pour saisir les liens de parenté entre ces populations. Les divers résultats sont discutés d'un point de vue taxonomique et évolutif.

Summary : Populations of *Ornithogalum kochii* Parl. from Morocco and Spain were studied from a biosystematic standpoint. Caryologically, all populations bear $2n = 2x = 18$ chromosomes, but show a variation in the form of one (not always the same) pair of chromosomes : existence of satellites or secondary constrictions, depending on the populations. Morphologically, the populations from the Moroccan Mid- and High Atlas appear sufficiently differentiated to justify the creation of a new subspecies : *Ornithogalum kochii* Parl. subsp. *gorenflotii* Moret. Experimental crosses were carried out to identify the genetic links between these populations. Results are discussed from the standpoints of taxonomy and evolution.

Jacques Moret, Omar Azzioui, Henri Couderc et Robert Gorenflot, Laboratoire de Systématique et Écologie végétales, Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay, Bât. 362, 91405 Orsay, Cedex, France.

INTRODUCTION

Ornithogalum kochii Parl. est une espèce variable sur le plan caryologique. D'une part, il existe des variations du nombre chromosomique entre les populations : $2n = 16$ en Italie (GARBARI & TORNADORE, 1970), $2n = 18$ en Roumanie (LUNGEANU, 1972), en U.R.S.S. (AGAPOVA, 1980) et au Maroc (MORET & COUDERC, 1986), enfin $2n = 36$ en Roumanie (LUNGEANU, 1972) et en Espagne (SIAMI, 1982). D'autre part, des variations inter individuelles du nombre chromosomique ont été constatées à l'intérieur d'une même population (GARBARI, 1979). Enfin, quand le nombre est stable, il existe des variations concernant la forme des chromosomes. Suivant les régions, une des paires du caryotype (pas toujours la même) porte soit des satellites (par exemple en Turquie, CULLEN & RATTER, 1972), soit des constrictions secondaires (par exemple en Italie, GARBARI, 1979).

En Méditerranée occidentale, nous avons déjà constaté qu'il existe une différenciation caryologique entre certaines populations d'Espagne et d'autres du Maroc (MORET & COUDERC, 1986) : en Espagne, les populations observées sont à $2n = 2x = 18$ avec une paire de chromosomes pourvue d'une constriction secondaire, alors qu'au Maroc nous avons observé le même nombre, mais avec une paire satellifère (MORET, 1985; MORET & COUDERC, 1986). Depuis il a été possible d'examiner d'autres populations espagnoles et il s'est avéré que certaines populations présentent aussi une paire de chromosomes satellifères (AZZIOUI, 1986). Il faut noter que cette variation satellites/constrictions secondaires porte sur la 3^{e}, la 4^{e} ou la 5^{e} paire de chromosomes. Une étude biosystématique a été entreprise sur ces populations, afin de rechercher une éventuelle influence de ce remaniement sur les caractères morphologiques des plantes et leurs potentialités à se croiser.

Enfin, au Maroc, les populations d'*O. kochii* se répartissent en deux ensembles nettement disjoints : l'un dans le Moyen Atlas et l'autre dans le Haut Atlas. Il était donc aussi intéressant de comparer des populations en provenance de ces deux régions.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

1. Origine des populations

Les plantes ont été récoltées dans des stations naturelles, puis mises en cultures expérimentales à Orsay (France). Les déterminations ont été effectuées d'après Flora d'Italia (PIGNATTI, 1982) dont nous suivons les délimitations taxonomiques. Les échantillons témoins sont déposés au Laboratoire de Biologie végétale C de l'Université de Paris-Sud, Orsay.

2. Caryologie

Le protocole expérimental est identique à celui décrit par MORET & COUDERC (1986).

3. Croisements expérimentaux

Les plantes sont isolées par un sac de tulle à mailles très fines (0,25 mm) supporté par une armature métallique, ceci pour éviter la venue des insectes pollinisateurs. Dans le cas des plantes jouant le rôle de parent mâle, les fleurs sont castrées à l'état de jeunes boutons, bien avant l'anthèse. Le détail du protocole expérimental a été donné dans une précédente publication (MORET, 1987).

4. Étude biométrique

Les différentes mesures sont réalisées quand la fleur la plus inférieure de l'inflorescence est à l'anthèse. La justification de ce choix, ainsi que celui des caractères, a été exposée par ailleurs (MORET, 1985, 1986; MORET et al., 1986). La liste des caractères retenus est donnée dans le Tableau 4. Pour la comparaison des populations d'Espagne et du Maroc, les caractères 2, 3 et 8 n'ont pu être retenus, l'étude est donc basée sur les 21 caractères restant.

5. Analyses numériques

Deux méthodes d'analyse ont été utilisées (programmes de la bibliothèque B.M.D.P., DIXON, 1984) : analyse en composantes principales (B.M.D.P. 4M) et analyse discriminante (B.M.D.P. 7M). Seules sont

retenues les variables continues et celles à états multiples (les variables qualitatives sont éliminées car trop subjectives).

6. **Idiogrammes**

Ils résultent d'une analyse effectuée à l'aide d'un logiciel développé sur micro-ordinateur HP 86 suivant les méthodes habituelles (COUDERC, 1983 ; MORET & COUDERC, 1986 ; COUDERC et al. 1986).

RÉSULTATS

CARYOLOGIE (Fig. 1 ; Tableau 1)

Le nombre $2n = 2x = 18$ se retrouve dans toutes les populations considérées. Toutefois on peut noter que les populations en provenance du Maroc possèdent deux chromosomes satellifères, de même que la population espagnole 85-11, alors que la population Z135, également d'origine espagnole, possède une paire de chromosomes pourvue d'une constriction

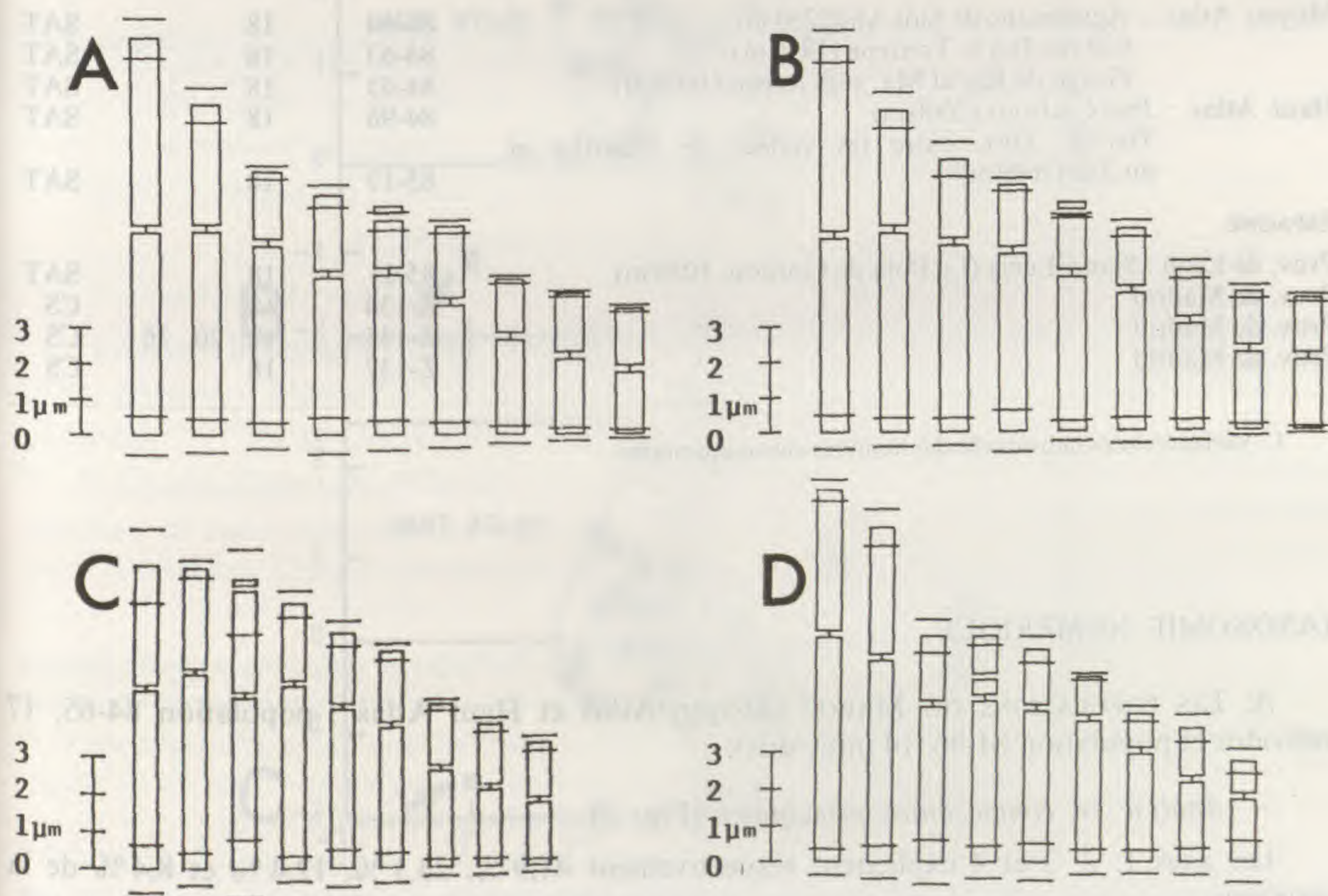


FIG. 1. — Idiogrammes des populations d'**O. kochii** étudiées ; **A**, pop. 84-63 (Moyen Atlas), 6 cellules étudiées ; **B**, pop. 84-96 (Haut Atlas), 5 cellules étudiées ; **C**, pop. 85-11 (Espagne), 6 cellules étudiées ; **D**, pop. Z-135 (Espagne), 4 cellules étudiées.

secondaire. D'autre part, si les populations du Maroc semblent stables sur le plan caryologique, il n'en est pas de même pour celles d'Espagne qui présentent une légère variation des nombres chromosomiques. On remarquera de plus que ce n'est pas toujours la même paire de chromosomes qui porte la constriction secondaire ou le satellite. Cependant si l'on examine les intervalles de confiance des longueurs de ces chromosomes, on constate que ces différences sont finalement peu importantes.

TABLEAU 1 : Origine des populations étudiées et résultats caryologiques.

Abréviations : SAT : présence d'une paire de chromosomes satellifères
CS : présence d'une paire de chromosomes pourvus d'une constriction secondaire

ORIGINE DES POPULATIONS	N° EN CULTURE	$2n$ =	
MAROC			
Moyen Atlas : Aguelmane de Sidi Ali (2250 m)	84-54	18	SAT
Col du Tizi n' Trettene (1850 m)	84-63	18	SAT
Gorge de Ras el Ma, vers Azrou (1600 m)	84-65	18	SAT
Haut Atlas : Jbel Gadrouz (2000 m)	84-96	18	SAT
Tizi n' Tilst, entre les vallées de l'Ourika et du Zat (2600 m)	85-17	18	SAT
ESPAGNE			
Prov. de Léon : Santa-Lucia (La Pola de Gordon, 1050 m)	85-11	18	SAT
Prov. de Madrid	Z-134	18	CS
Prov. de Madrid	Z-135	18, 20, 36[1]	CS
Prov. de Madrid	Z-137	18	CS

1. Variation intra individuelle des nombres chromosomiques.

TAXONOMIE NUMÉRIQUE

A. LES POPULATIONS DU MAROC (Moyen Atlas et Haut Atlas : population 84-65, 17 individus et population 84-96, 14 individus).

— *Analyse en composantes principales* (Fig. 2).

Les axes 1, 2, 3 et 4 explicitent respectivement 41,9 %, 23,1 %, 12,4 % et 8,4 % de la variation.

Sur le diagramme on observe globalement deux nuages, celui de gauche rassemblant les individus du Haut Atlas, celui de droite ceux du Moyen Atlas. Deux individus du Moyen

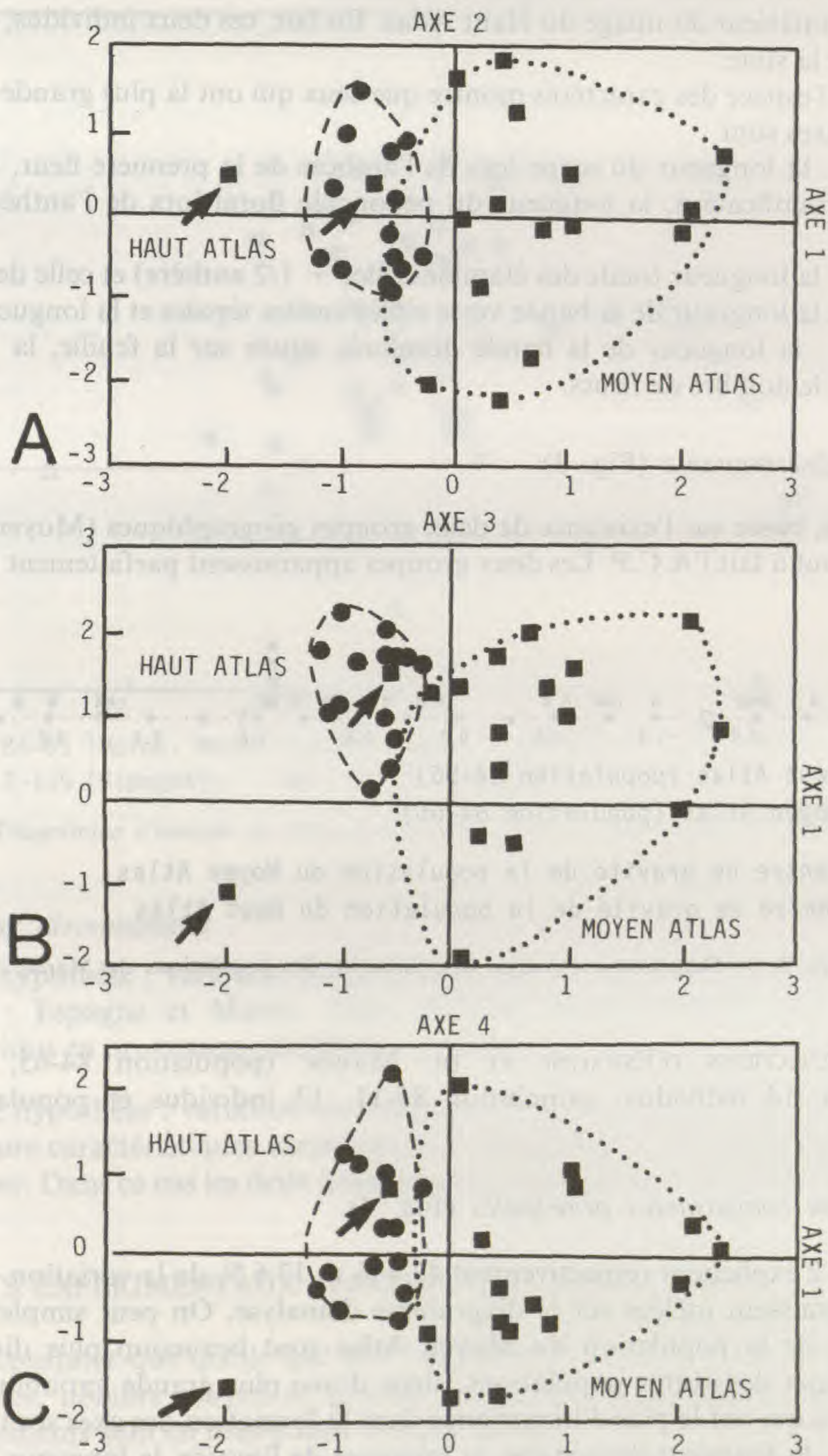


FIG. 2. — Diagrammes d'analyses en composantes principales des populations du Moyen Atlas et du Haut Atlas marocains. Les individus du Moyen Atlas (pop. 84-65) sont représentés par des carrés noirs, ceux du Haut Atlas (pop. 84-96) par des disques noirs. **A**, projection sur les axes 1 et 2; **B**, projection sur les axes 1 et 3; **C**, projection sur les axes 1 et 4.

Atlas, repérés par des flèches, se distinguent nettement des autres : l'un est très excentré et l'autre se situe à l'intérieur du nuage du Haut Atlas. En fait, ces deux individus, chétifs, se sont révélés stériles par la suite.

L'examen de l'espace des caractères montre que ceux qui ont la plus grande contribution à la formation des axes sont :

Pour l'axe 1 : la longueur du scape lors de l'anthèse de la première fleur, la longueur du scape en fin de fructification, la longueur du pédoncule floral lors de l'anthèse et en fin de fructification.

Pour l'axe 2 : la longueur totale des étamines (filet + 1/2 anthère) et celle de la bractée.

Pour l'axe 3 : la longueur de la bande verte située sur les tépales et la longueur des tépales.

Pour l'axe 4 : la longueur de la bande décolorée située sur la feuille, la longueur de la première feuille et le nombre de fleurs.

— *Analyse discriminante* (Fig. 3).

Cette analyse, basée sur l'existence de deux groupes géographiques (Moyen Atlas et Haut Atlas) confirme tout à fait l'A.C.P. Les deux groupes apparaissent parfaitement bien séparés.

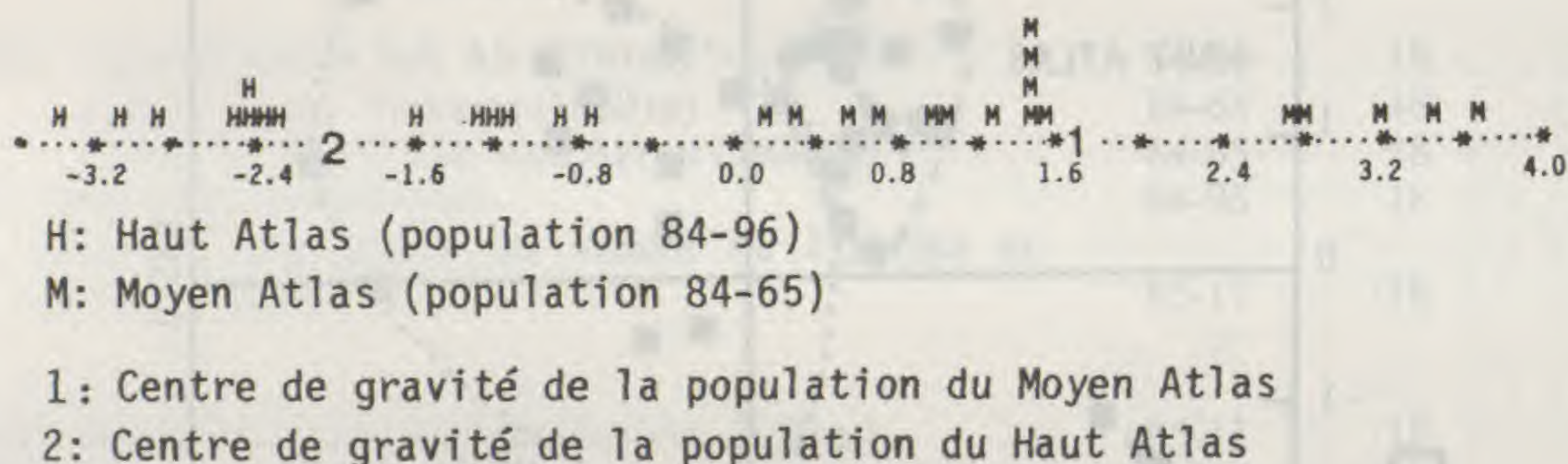


FIG. 3. — Diagramme d'analyse discriminante des populations du Maroc.

B. LES POPULATIONS D'ESPAGNE ET DU MAROC (population 84-65, 17 individus; population 84-96, 14 individus; population 85-11, 13 individus et population Z135, 15 individus).

— *Analyse en composantes principales* (Fig. 4).

Les axes 1 et 2 explicitent respectivement 47,4 % et 17,6 % de la variation. Les différentes populations apparaissent mêlées sur le diagramme d'analyse. On peut simplement constater que les individus de la population du Moyen Atlas sont beaucoup plus dispersés dans le diagramme que ceux des autres populations, signe d'une plus grande variabilité morphologique. Les caractères qui ont le plus d'importance dans la formation des axes sont :

Pour l'axe 1 : la longueur des tépales, la longueur de l'ovaire, la longueur des pédoncules floraux, la largeur de la bande décolorée située sur les feuilles et la largeur de la première feuille.

Pour l'axe 2 : la largeur de la bande verte située sur les tépales et la largeur de ceux-ci.

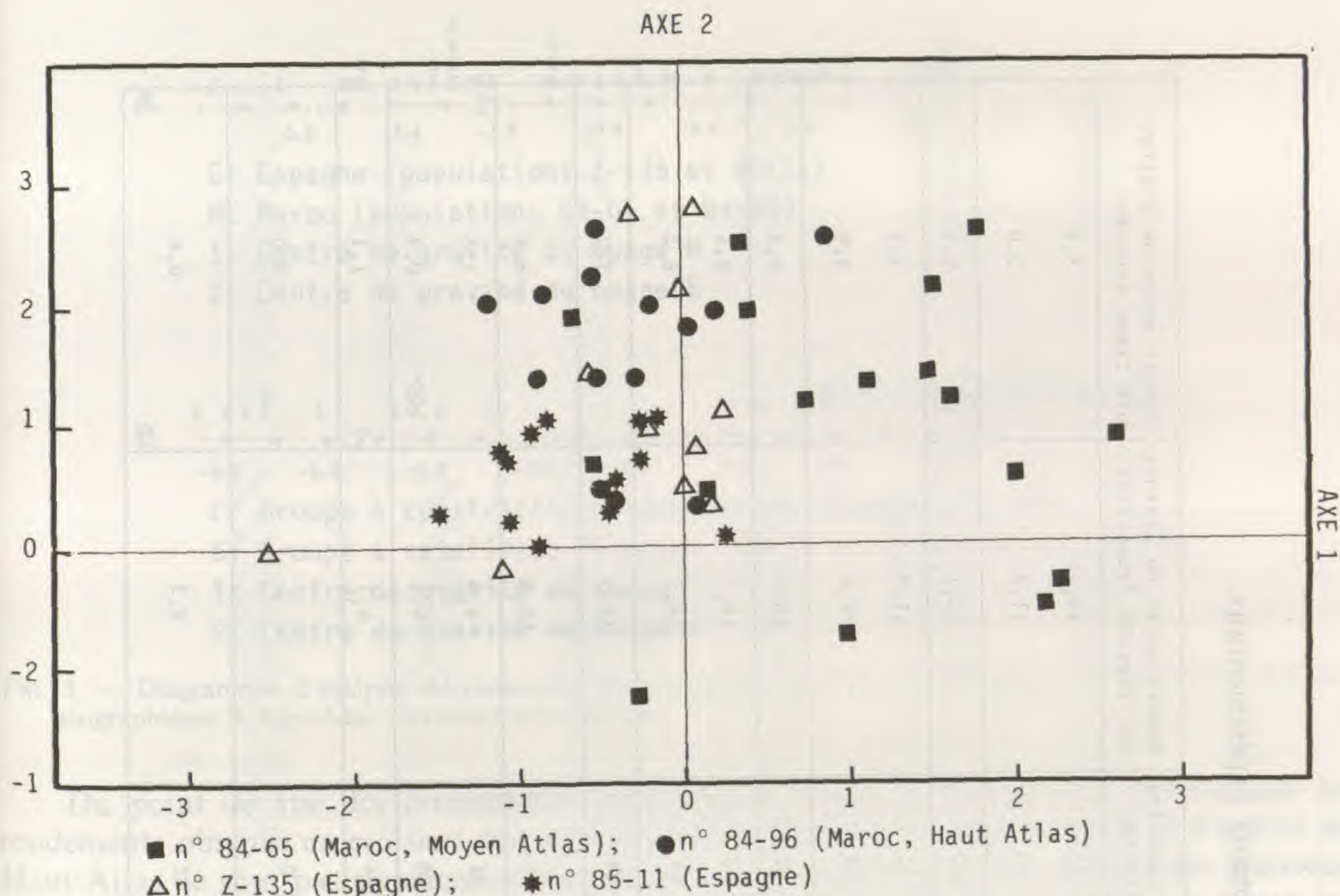


FIG. 4. — Diagramme d'analyse en composantes principales des populations du Maroc et d'Espagne.

— *Analyse discriminante.*

Première hypothèse : variation géographique (Fig. 5, A). Les populations sont codées en deux groupes : Espagne et Maroc. Deux groupes s'individualisent plus ou moins, mais plusieurs individus en provenance du Maroc se retrouvent dans le groupe Espagne.

Deuxième hypothèse : variation caryologique (Fig. 5, B). Les populations sont codées en fonction de leurs caractéristiques caryologiques : un groupe à constrictions secondaires et un autre à satellites. Dans ce cas les deux groupes sont homogènes et s'individualisent nettement.

CROISEMENTS EXPÉRIMENTAUX (Tableaux 2, 3; Fig. 6, 7, 8)

On peut constater que quelle que soit l'expression du mode de fertilité (pourcentage de capsules formées, nombre moyen de graines par capsule ou nombre moyen de graines par fleur), les rendements sont en tous points comparables.

En ce qui concerne le sens des croisements, celui-ci n'a une importance qu'au niveau des croisements entre individus de populations du Moyen Atlas et individus de populations du Haut Atlas. Les rendements sont meilleurs quand les individus du Haut Atlas jouent le rôle de parents femelles.

TABLEAU 2 : Croisements expérimentaux.

	Populations	Nombre d'individus	Nombre total de fleurs étudiées	% de capsules fructifiées	Nombre moyen de graines par capsule fructifiée	Nombre moyen de graines par fleur étudiée
Moyen Atlas x Moyen Atlas	84-63 x 84-65	7	31	42	14,1	5,9
	84-65 x 84-63	2	21	43	11,8	5,0
Moyenne		9	52	42	13,1	5,5
Moyen Atlas x Haut Atlas	84-63 x 84-96	7	42	31	11,9	3,7
	84-65 x 84-96	3	19	58	8,6	5,0
Moyenne		10	61	39	10,4	4,1
Haut Atlas x Moyen Atlas	84-96 x 84-63	7	60	52	16,3	8,4
	84-96 x 84-65	8	59	44	14,5	6,4
Moyenne		15	119	48	15,5	7,1
Moyenne Maroc		25	180	45	13,8	6,1
Moyen Atlas x Espagne	84-54 x Z-134	3	26	31	4,9	1,5
	84-65 x Z-135	5	45	20	4,6	0,9
Moyenne		8	71	24	4,7	1,1
Haut Atlas x Espagne	84-9 x Z-137	7	75	0		0,0
Moyenne Maroc x Espagne		15	146	12	2,3	0,6

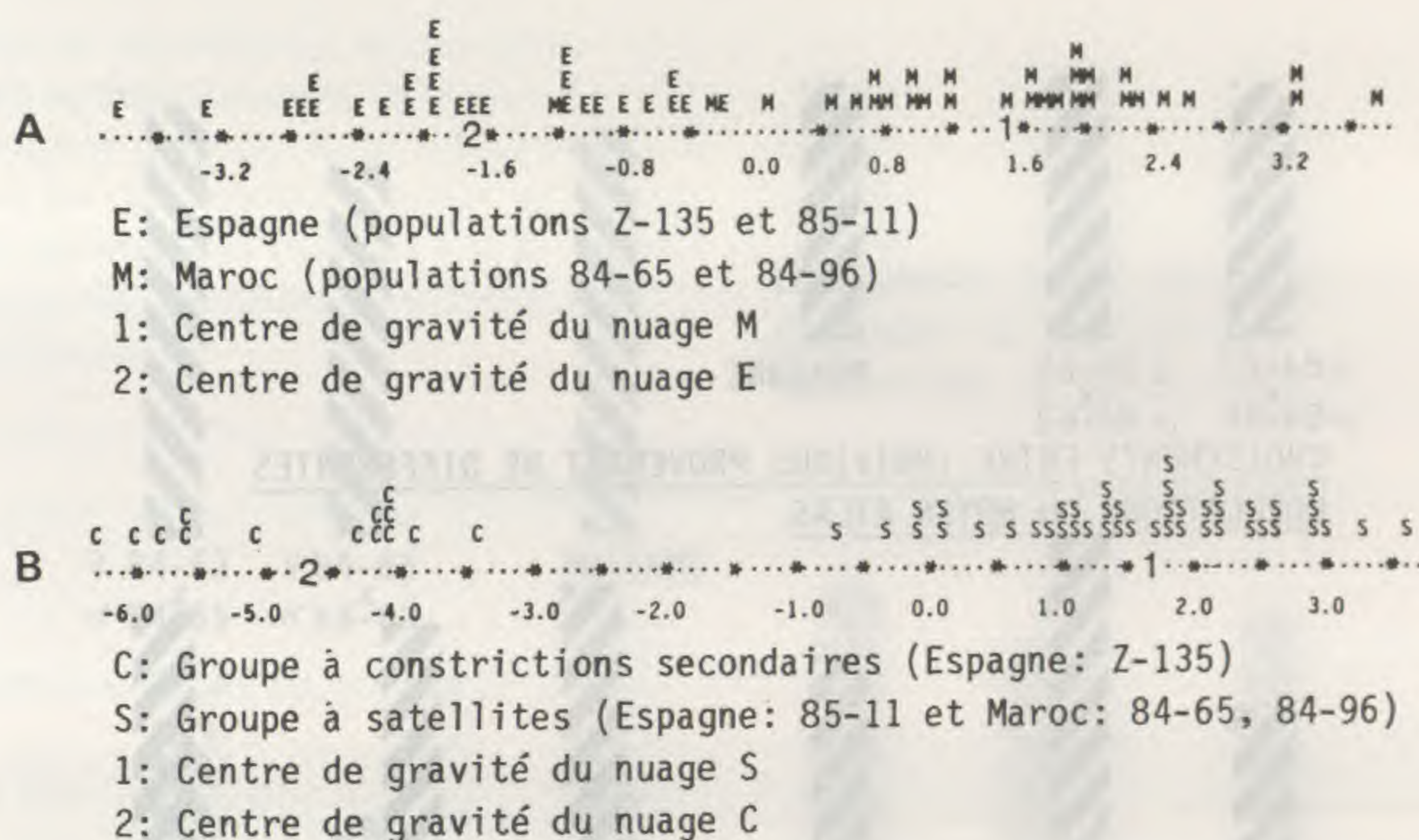


FIG. 5. — Diagrammes d'analyses discriminantes des populations du Maroc et d'Espagne. **A**, hypothèse : variation géographique ; **B**, hypothèse : variation caryologique.

Du point de vue des croisements sympatriques, l'analyse de variance montre que les rendements obtenus en croisant des individus de populations du Moyen Atlas et d'autres du Haut Atlas ne sont pas significativement différents de ceux obtenus en croisant des individus de différentes populations du Moyen Atlas. Par contre, les rendements obtenus en croisant des

TABLEAU 3 : Résultats des analyses de variance effectuées sur les données des croisements expérimentaux (à partir du nombre de graines produit par fleur).

	MOYEN ATLAS x MOYEN ATLAS (♀ 84-63 x ♂ 84-65)	♀ MOYEN ATLAS ♂ HAUT ATLAS	♀ HAUT ATLAS x ♂ MOYEN ATLAS	MOYEN ATLAS x ESPAGNE	HAUT ATLAS x ESPAGNE
MOYEN ATLAS x MOYEN ATLAS (♀ 84-65 x ♂ 84-63)	—				
MOYEN ATLAS x MOYEN ATLAS (somme des croisements)		—	—	*	
♀ HAUT ATLAS x ♂ MOYEN ATLAS	*				
HAUT ATLAS x ESPAGNE (somme des croisements)				**	
MOYEN ATLAS x HAUT ATLAS et HAUT ATLAS x MOYEN ATLAS (somme des croisements)				**	**

— Pas de différences significatives
* Différences significatives (degrés de confiance 95 %)
** Différences hautement significatives (degrés de confiance 99 %)

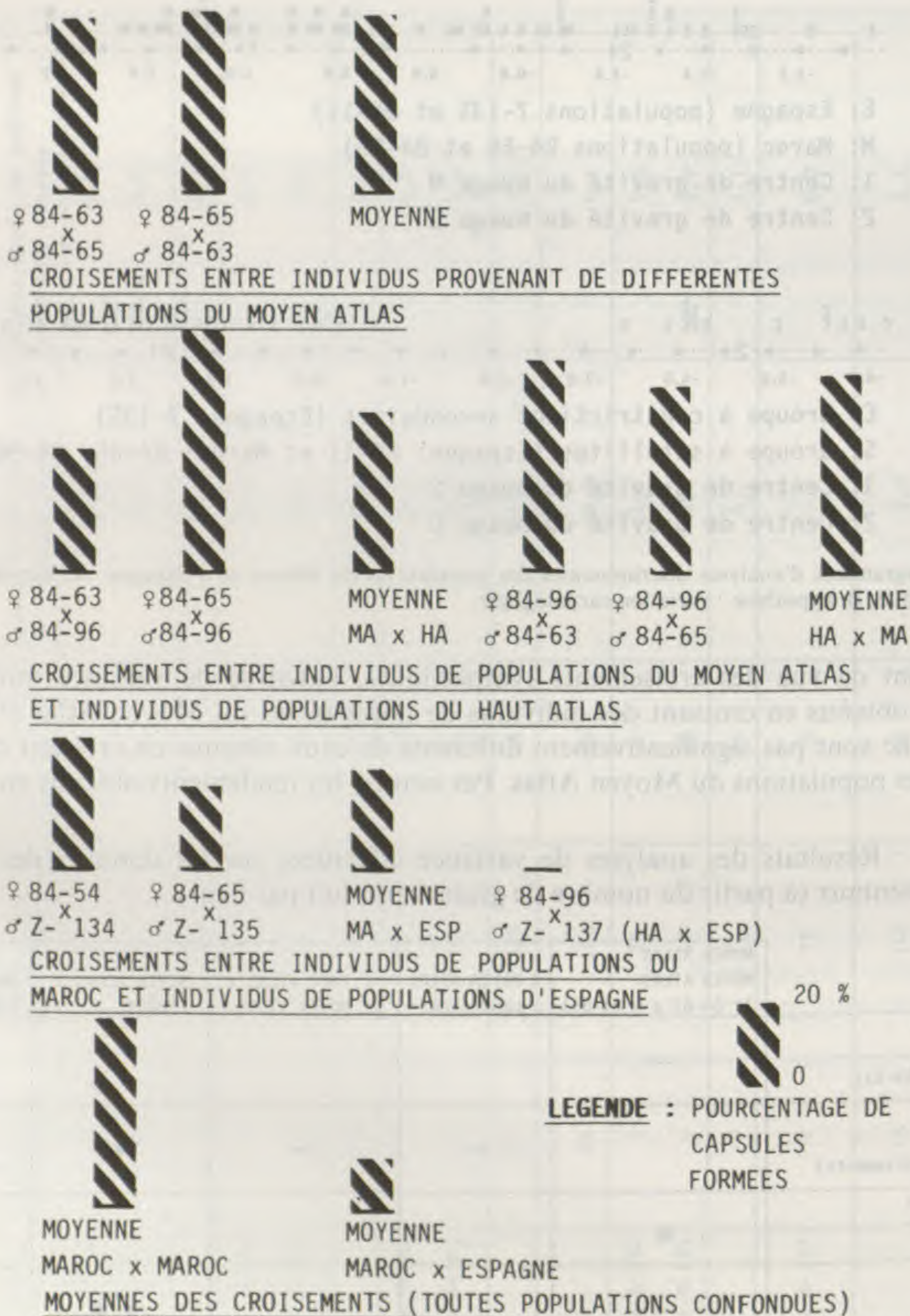


FIG. 6. — Résultats des croisements expérimentaux : expression en fonction du pourcentage de capsules formées. Abréviations : ESP = Espagne ; HA = Haut Atlas ; MA = Moyen Atlas.

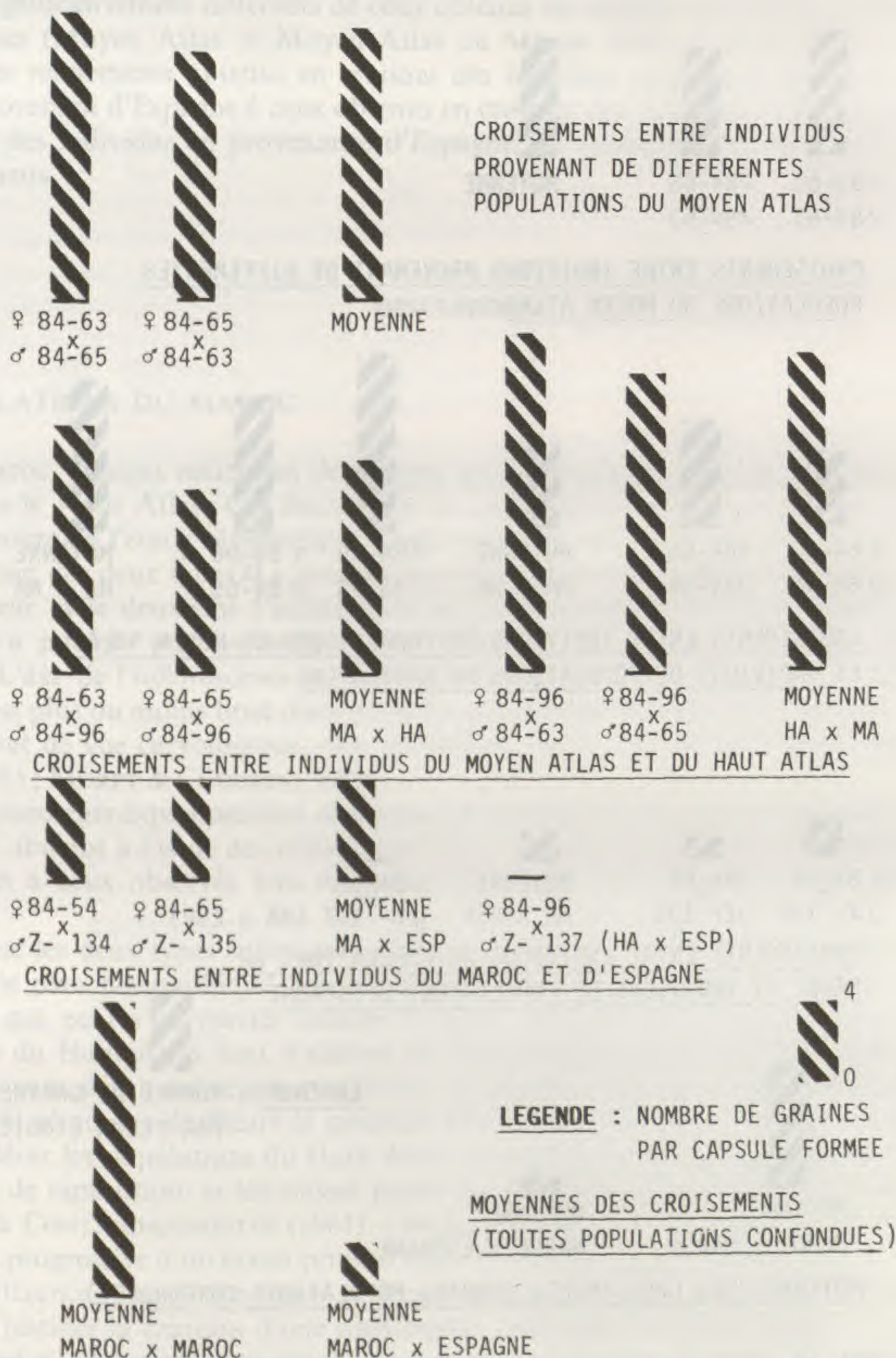
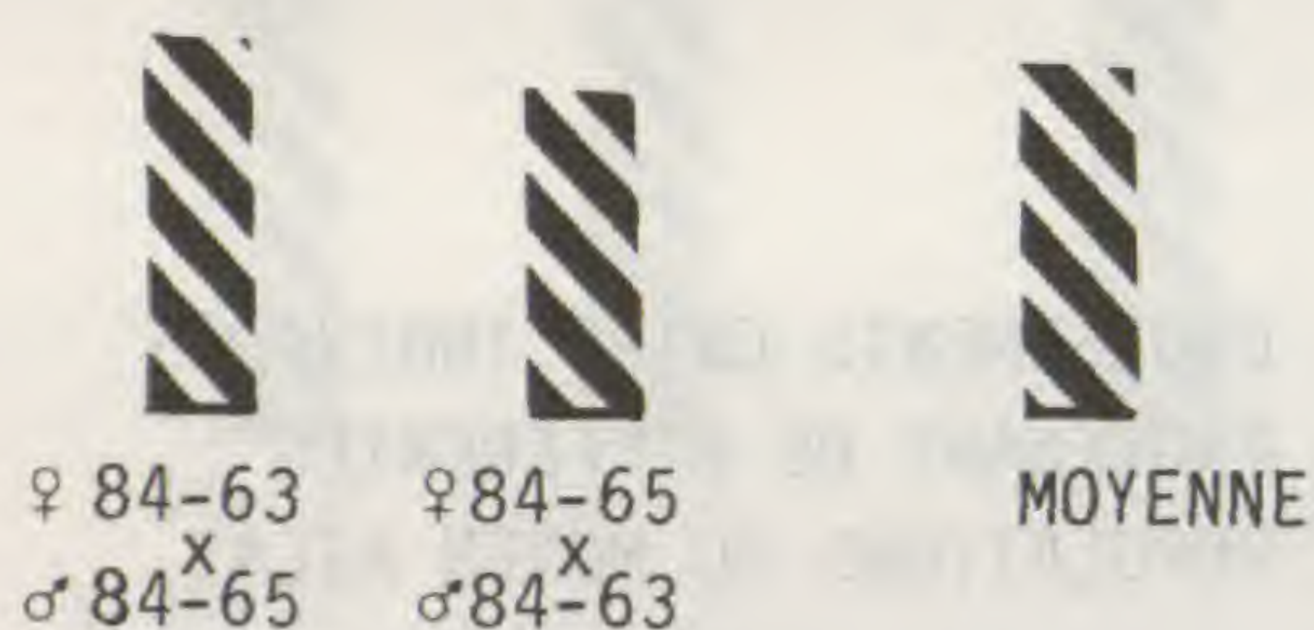
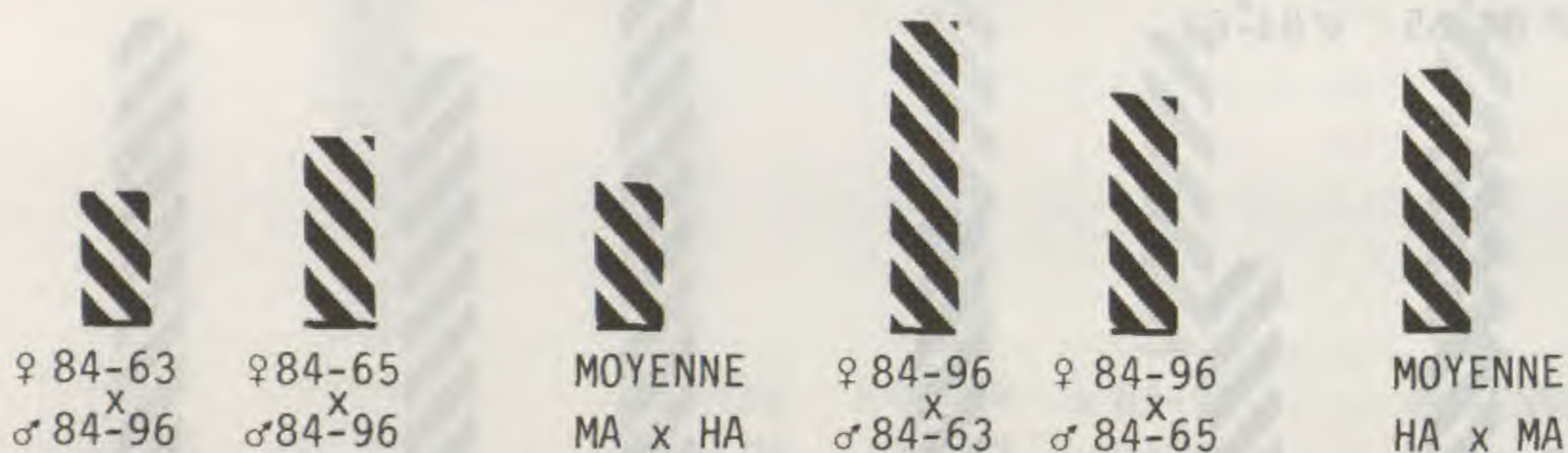


FIG. 7. — Résultats des croisements expérimentaux : expression en fonction du nombre moyen de graines par capsule. Abréviations : ESP = Espagne ; HA = Haut Atlas ; MA = Moyen Atlas.



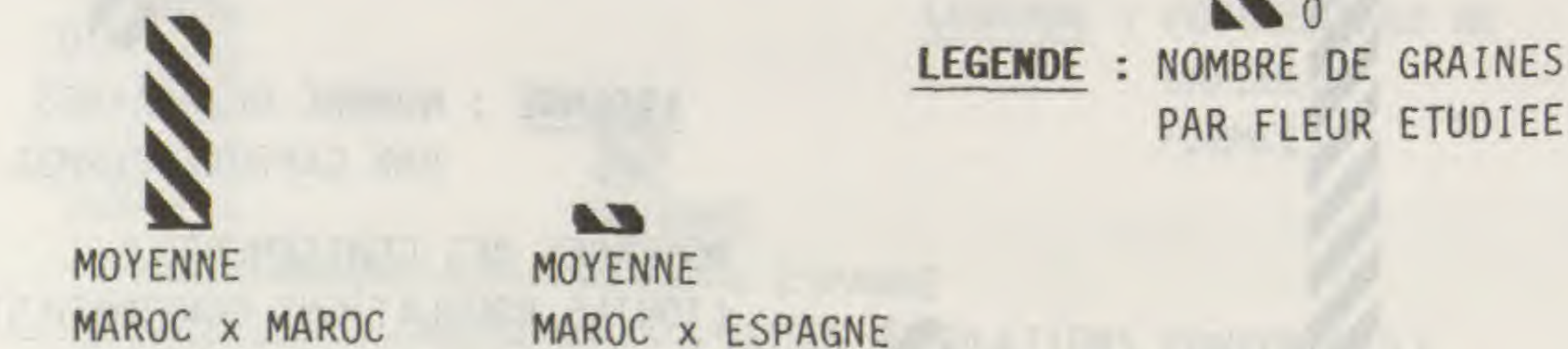
CROISEMENTS ENTRE INDIVIDUS PROVENANT DE DIFFERENTES POPULATIONS DU MOYEN ATLAS



CROISEMENTS ENTRE INDIVIDUS DE POPULATIONS DU MOYEN ATLAS ET INDIVIDUS DE POPULATIONS DU HAUT ATLAS



CROISEMENTS ENTRE INDIVIDUS DE POPULATIONS DU MAROC ET INDIVIDUS DE POPULATIONS D'ESPAGNE



MOYENNES DES CROISEMENTS (TOUTES POPULATIONS CONFONDUES)

FIG. 8. — Résultats des croisements expérimentaux : expression en fonction du nombre moyen de graines par fleur. Abréviations : ESP = Espagne ; HA = Haut Atlas ; MA = Moyen Atlas.

individus de populations allopatriques (Moyen Atlas × Espagne ou Haut Atlas × Espagne) sont très significativement différents de ceux obtenus en croisant des individus de populations sympatriques (Moyen Atlas × Moyen Atlas ou Moyen Atlas × Haut Atlas). Enfin, si on compare les rendements obtenus en croisant des individus provenant du Moyen Atlas avec d'autres provenant d'Espagne à ceux obtenus en croisant des individus en provenance du Haut Atlas avec des individus en provenance d'Espagne, on constate qu'ils sont très significativement différents.

DISCUSSION

LES POPULATIONS DU MAROC

Au Maroc, existent nettement deux types morphologiques : l'un dans le Moyen Atlas et l'autre dans le Haut Atlas. Ces deux types se reconnaissent par un ensemble de caractères définis au cours de l'étude biométrique. Deux caractères sont très importants pour permettre l'identification des deux types. Le premier caractère est la longueur du scape à l'anthèse de la première fleur et le deuxième l'architecture de l'inflorescence. Malheureusement, ce dernier caractère n'a pu être pris en compte lors de l'étude biométrique car il est très délicat à quantifier. L'axe de l'inflorescence est rectiligne dans le cas des populations de Moyen Atlas, alors qu'il est plus ou moins brisé dans celui des populations du Haut Atlas (Fig. 9, 10).

Du point de vue caryologique, rien ne permet, par contre, de différencier les deux types (Moret, 1985 ; Moret & Couderc, 1986).

Les croisements expérimentaux montrent que ces deux types sont très proches, puisque les rendements obtenus à l'issue des croisements entre individus du Moyen et du Haut Atlas sont comparables à ceux observés lors du croisement entre individus de populations de même origine.

Bien que les deux types soient morphologiquement très différents et les populations très isolées sur le plan géographique, les populations ne présentent pourtant pas de barrière de stérilité, ce qui peut s'interpréter comme le signe d'un isolement géographique récent. Les populations du Haut Atlas sont d'ailleurs les plus méridionales qui existent dans l'aire d'*O. kochii*; elles sont peu nombreuses et réduites en effectifs. Dans la Flore d'Afrique du Nord, Maire (1958) n'indique d'ailleurs la présence d'*O. kochii* que dans le Moyen Atlas. On peut donc considérer les populations du Haut Atlas comme des isolats géographiques d'une espèce à vaste aire de répartition, et les classer parmi les schizoendémiques selon la classification de Favarger & Contandriopoulos (1961), c'est-à-dire « des taxa qui résultent de la différenciation lente et progressive d'un taxon primitif dans les diverses parties de son aire ».

Les différences morphologiques et biogéographiques nous paraissent cependant assez nettes pour justifier la création d'une sous-espèce, endémique du Haut Atlas : *O. kochii* Parl. subsp. *gorenflotii* Moret [1] (Fig. 9, 10).

1. J. Moret qui propose la création de la nouvelle espèce, est particulièrement heureux de la dédier au Professeur Gorenflot (Orsay) qui l'a accueilli dans son laboratoire et a permis ses premières recherches.

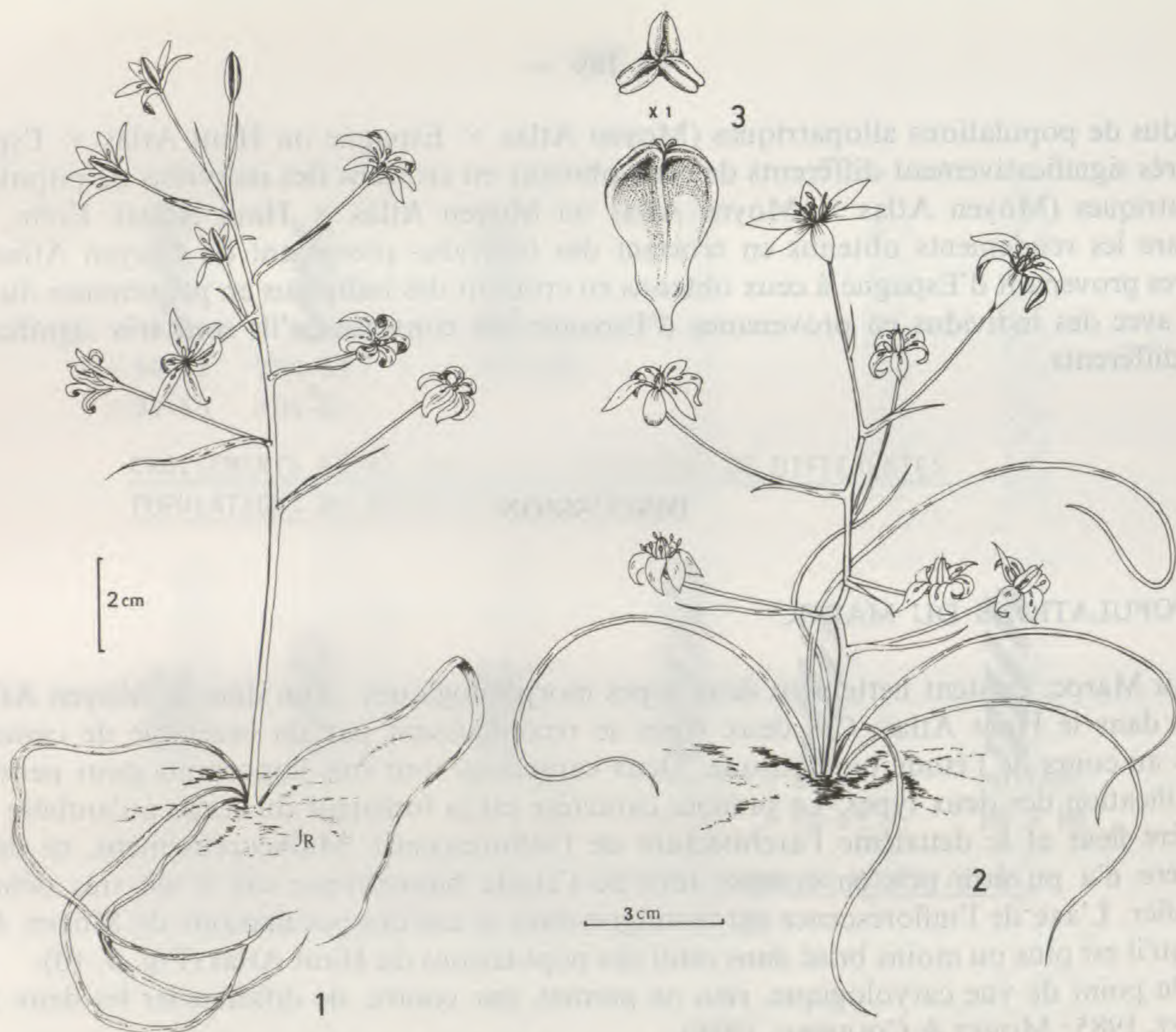


FIG. 9. — **1, Ornithogalum kochii** Parl. subsp. **kochii**, aspect général ; **2, 3, Ornithogalum kochii** Parl. subsp. **gorenflotii** Moret, aspect général et détail de la capsule (vue de profil et par dessus).



A B

FIG. 10. — Aspect des deux sous-espèces en culture : **A**, un individu d'**Ornithogalum kochii** Parl. subsp. **gorenflotii** Moret (population 84-96, origine Jbel Gadrouz dans le Haut Atlas Marocain) ; **B**, deux individus d'**Ornithogalum kochii** Parl. subsp. **kochii** (population 84-54, origine Col du Zad dans le Moyen Atlas marocain).

Ornithogalum kochii Parl.

Fl. Ital. 2 : 440 (1852).

O. kochii Parl. subsp. **kochii**

Feuilles vert tendre, pourvues d'une fine bande médiane décolorée, toujours prostrées sur le sol, assez nombreuses (13 en moyenne). Scape élevé ⩾ 2,8 cm (4,8 cm en moyenne). Axe de l'inflorescence rectiligne, assez long (4,8 cm en moyenne), fleurs peu nombreuses (8 en moyenne). Pédoncule floral à peu près égal à la bractée lors de l'anthèse, pédoncule fructifère plus long que la bractée. Corolle petite (3,2 cm en moyenne), fleurs blanches, tépales bicolores. Ovaire faiblement trigone, capsule nettement trigone. $2n = 18$. Répartition : Europe méridionale et Centrale, partie occidentale de l'U.R.S.S., Turquie, Maroc (Moyen Atlas).

TYPE : *Parlatore s.n.*, Italie (holo-, FI).

O. kochii Parl. subsp. **gorenflotii** Moret, *subsp. nov.*

A subsp. kochii *differt numero foliorum deminuto, scapa et inflorescentia breviori, axi inflorescentiae fractiflexo non recto, floribus minus numerosis, pedunculis floriferis et fructiferis bractea brevioribus, corolla minori et capsula manifeste trigona.*

Feuilles vert tendre, pourvues d'une fine bande médiane décolorée, plus ou moins redressées, peu nombreuses (8 en moyenne). Scape court < 2,8 cm (1,7 cm en moyenne). Axe de l'inflorescence plus ou moins brisé, plus court (3,9 cm en moyenne), fleurs peu nombreuses (8 en moyenne). Pédoncule floral et pédoncule fructifère < à la bractée. Corolle petite (3,2 cm en moyenne), fleurs blanches, tépales bicolores. Ovaire et capsule nettement trigones. $2n = 18$. Floraison fin Juin et début Juillet. Répartition : Maroc (Haut Atlas).

TYPE : *Bernard s.n.*, 1984, Touflith, Haut Atlas, Maroc (holo-, P ; iso-, P, VIL, PCU).

Le matériel-type a été récolté à proximité de Touflith, sur la route du Tisi n' Tichka, sur la feuille 1/50.000 Had Zraqtane : plateau à 2000 m entre l'Adrar Ifarwane (2298 m) et l'Adrar Gadrouz (2154 m). Substrat : grès du Trias donnant par décomposition un sol très sableux et humide. Formation végétale : « pelouse mésophile » avec autour *Cistus laurifolius* et *Juniperus oxycedrus*. Cette sous-espèce est répandue dans tout le Jbel Gadrouz où elle est relativement abondante.

Dans le but de permettre une meilleure identification des sous-espèces, la moyenne et l'écart type de chaque caractère sont donnés dans le Tableau 4. De plus, les résultats d'un test « t » sont aussi indiqués dans ce tableau afin de dégager les caractères les plus discriminants.

TABLEAU 4 : Valeur moyenne (M), exprimée en mm et écart type (E) de chaque caractère utilisé pour la distinction des deux sous-espèces d'*Ornithogalum kochii*. Les moyennes sont calculées à partir des valeurs mesurées pour la population 84-65 (subsp. *kochii*) et pour la population 84-96 (subsp. *gorenflotii*).

CARACTERES RETENUS POUR LES DIAGNOSES	*Ornithogalum kochii* subsp. *kochii*		subsp. *gorenflotii*		Test t
	M	E	M	E	
1 Longueur du scape lors de l'anthèse de la première fleur	47,6	13,0	16,8	5,3	**
2 Longueur du scape en fin de floraison	56,1	13,2	25,6	5,7	**
3 Longueur de l'inflorescence	47,8	14,9	39,9	7,0	-
* 4 Nombre de fleurs	7,6	3,0	7,5	2,9	-
* 5 Longueur de la bractée	30,0	6,3	30,3	5,2	-
6 Largeur de la bractée	9,1	1,5	9,4	1,4	-
* 7 Longueur du pédoncule floral lors de l'anthèse	28,6	10,2	23,5	4,9	-
8 Longueur du pédoncule floral en fin de floraison	31,4	10,8	25,1	4,5	-
9 Longueur du tépale externe	18,9	3,2	16,5	2,0	*
10 Largeur du tépale externe	5,7	0,9	5,6	0,5	-
11 Largeur de la bande verte située sur le dos du tépale externe	3,7	0,9	4,0	0,5	-
12 Longueur du tépale interne	17,2	2,7	14,6	2,1	**
13 Largeur du tépale interne	4,6	0,8	4,7	0,6	-
14 Largeur de la bande verte située sur le dos du tépale interne	1,9	0,6	2,6	0,6	**
15 Longueur totale de l'étamine externe (filet + 1/2 anthère)	8,2	1,2	8,3	0,6	-
16 Largeur du filet de l'étamine externe	1,1	0,2	1,1	0,3	-
17 Longueur totale de l'étamine interne (filet + 1/2 anthère)	8,9	1,1	8,5	0,8	-
18 Largeur de filet de l'étamine interne	1,9	0,2	2,0	0,1	-
19 Longueur de l'ovaire	4,3	0,6	3,8	0,5	**
20 Longueur du style	2,5	0,5	2,3	0,2	-
21 Nombre de feuilles	13,1	4,7	7,6	2,7	**
* 22 Longueur de la première feuille	234,8	34,4	184,0	41,1	**
* 23 Largeur de la première feuille	2,9	0,8	3,5	1,1	-
24 Largeur de la bande décolorée située sur la première feuille	0,7	0,2	0,8	0,2	-

Test "t": différence entre les moyennes non significatives au niveau de probabilité de 5% (-)
: différence entre les moyennes significative au niveau de probabilité de 5% (*)
: différence entre les moyennes significative au niveau de probabilité de 1% (**)
Les caractères retenus par les auteurs sont repérés par une étoile, les autres sont originaux.

DIFFÉRENCIATION DES POPULATIONS ENTRE L'ESPAGNE ET LE MAROC

La situation est beaucoup plus compliquée à cet égard. Sur le plan de la morphologie générale, toutes les plantes qui présentent une paire de chromosomes satellifères se ressemblent beaucoup, quelle que soit leur origine géographique. Par contre, les populations à satellites et à constrictions secondaires se ressemblent moins, même quand elles sont sympatriques. Il semble donc que la restructuration chromosomique soit liée à une différentiation morphologique entre populations sympatriques.

De même, les résultats des croisements expérimentaux entre populations marocaines et espagnoles montrent bien que cette restructuration s'accompagne de la mise en place d'une barrière de stérilité. Cependant, des populations d'Espagne semblent plus proches de celles du Moyen Atlas que de celles du Haut Atlas.

Ces divers résultats permettent d'établir une liaison entre la distance géographique qui

sépare les diverses populations et leur degré d'isolement génétique : les barrières de stérilité sont d'autant plus fortes que la distance géographique est plus grande.

En fait, il serait très intéressant d'étendre une telle étude à l'ensemble de l'aire de cette espèce. D'après les données de la littérature (ZAHARIADI, 1980), cette espèce a une aire vaste mais morcelée. A la lumière de ce que nous observons au Maroc et en Espagne, il est probable que chaque type de population a évolué de manière indépendante, sous forme d'isolats et que ce que nous appelons « *O. kochii* » soit en fait formé de nombreux taxa schizoendémiques. Dans certaines régions, cette évolution se serait accompagnée de restructurations chromosomiques favorisant la séparation des isolats.

CONCLUSION

Il semblerait que les populations d'*O. kochii*, essentiellement localisées dans les montagnes, aient évolué de manière relativement indépendante les unes des autres. Au Maroc, la différenciation morphologique serait en avance sur l'isolement reproducteur, alors qu'en Espagne, la différenciation serait plus d'ordre caryologique que morphologique.

Au Maroc, la différenciation serait due à un isolement géographique, alors qu'en Espagne il semblerait que l'on soit en présence d'un début de spéciation sympatrique causé par un remaniement chromosomique.

REMERCIEMENTS : Les auteurs sont particulièrement heureux de remercier Monsieur J. BERNARD et Monsieur M. LAINZ pour leurs récoltes de matériel, ainsi que Madame J. REGAGNON pour ses dessins d'Ornithogales.

BIBLIOGRAPHIE

AGAPOVA, N. D., 1980. — Cytosystematik study of the european representatives of the genus Ornithogalum (Liliaceae) of the flora of the U.S.S.R. II. Subgenus Ornithogalum. *Bot. Zhurn.* 65 (6) : 783-794.

AZZIOUI, O., 1986. — *Biologie de la reproduction et différenciation de quelques espèces d'Ornithogales (O. algeriense Jord. et Fourr., O. kochii Parl. et O. tenuifolium Guss.) au Maroc et en Espagne*. D.E.A., Université de Paris-Sud, Orsay (France).

COUDERC, H., 1983. — Programme d'analyse des caractéristiques morphologiques et numériques des garnitures chromosomiques. *Actes du Congrès Européen des Sociétés de Classifications*, Jouy-en-Josas.

CULLEN, J. & RATTER, J.-A., 1967. — Taxonomic and cytological notes on Turkish Ornithogalum. *Notes Royal Bot. Garden, Edinburgh* 27 (3) : 293-339.

DIXON, W.-J., 1981. — *B.M.D.P. Statistical software*. University of California Press, Los Angeles.

FAVARGER, C. & CONTANDRIOPOULOS, J., 1961. — Essai sur l'endémisme. *Bull. Soc. bot. Suisse* 71 : 384-408.

GARBARI, F., 1979. — Cytotaxonomical and biosystematic aspects of the mediterranean flora of Italy. *Webbia* 34 (1) : 337-355.

GARBARI, F. & TORNADORE, N., 1970. — The genus Ornithogalum (Liliaceae) I. Ornithogalum kochii Parl. : morphological and cytological analysis. *Atti. Soc. Sci. Nat.*, ser. B, 77 : 101-111.

LUNGEANU, I., 1972. — Contribution to the caryologic study of the genus Ornithogalum. *Acta Bot. Horti Bucuresti* : 147-151.

MAIRE, R., 1958. — *Flore de l'Afrique du Nord.* Vol. 5. Lechevalier éd., Paris.

MORET, J., 1985. — *La variation de populations méditerranéennes d'Ornithogales. Conséquences au niveau de la Systématique et de l'évolution du genre.* Thèse Doct. Sciences, Université de Paris-Sud, Orsay.

MORET, J. (sous presse). — Apport de la taxonomie numérique à la connaissance du genre Ornithogalum L. au Maroc : relations entre les sous-espèces d'Ornithogalum umbellatum L. *Bull. Soc. bot. France.*

MORET, J., 1987. — Systèmes de réproduction et affinités génétiques des espèces d'Ornithogales au Maroc. *Rev. Cytol. Biol. végét., Bot.*, 10 : 15-31.

MORET, J. & COUDERC, H. (sous presse). — Contribution of caryology to the systematic knowledge of the Ornithogalum L. genus in North Africa : the Heliocharmos Baker subgenus. *Caryologia.*

MORET, J., COUDERC, H., HUBAC, J.-M. & GORENFLOT, R., 1986. — Contributions of Numerical Taxonomy to Ornithogalum subg. Beryllis (Hyacinthaceae) in Morocco. *Pl. Syst. Evol.* 154 : 103-110.

PIGNATTI, S., 1982. — *Flora d'Italia.* Vol. 3. Edagricole.

SIAMI, A., 1982. — *Contribution à la caryosystématique du genre Ornithogalum L.* Thèse Doct. 3ᵉ cycle, Université de Paris-Sud, Orsay.

ZAHARIADI, C., 1980. — Ornithogalum L. *in* TUTIN, T. G. et al. *Flora Europaea.* Vol. 5. Cambridge University Press, Cambridge.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 195-215.

Morphology and hosts of three *Striga* species (*Scrophulariaceae*) in Botswana

D. M. RALSTON, C. R. RICHES & L. J. MUSSELMAN

Summary : *Striga asiatica* (L.) Kuntze, *Striga gesnerioides* (Willd.) Vatke and *Striga bilabiata* (Thunb.) Kuntze were studied in the field and in pot experiments in Botswana. Morphological variation within *S. asiatica* appears to be due to environmental rather than genetic factors. The calyx of *S. asiatica* can vary considerably with 11 to 16 ribs on calyces of 5 to 9 teeth. New ribs may develop as the capsule matures. Distinct morphotypes of *S. gesnerioides* are common in Botswana and four are described using internode length and hosts as criteria. *Striga bilabiata* is strongly autogamous. Pollination is similar to that described earlier for *S. asiatica* except that the stigmatic surface in *S. bilabiata* extends down the adaxial surface of the style. Crosses among three species were attempted but no capsules were produced suggesting genetic isolation. Crosses of *S. asiatica* × *S. asiatica* and *S. gesnerioides* × *S. gesnerioides* were always fertile.

Résumé : *Striga asiatica, S. gesnerioides* et *S. bilabiata* ont fait l'objet d'études de terrain et d'expérimentations en pots, au Botswana. La variation à l'intérieur de *S. asiatica* est à attribuer aux facteurs d'environnement plus qu'aux facteurs génétiques. Le calice de *S. asiatica* peut avoir 5 à 9 dents, et porter 11 à 16 nervures; des nervures supplémentaires peuvent apparaître au cours de la maturation de la capsule. A l'intérieur de *S. gesnerioides*, on observe communément, au Botswana, des morphotypes différents; quatre sont décrits ici en utilisant comme critères la longueur des entrenœuds et les hôtes. *S. bilabiata* est fortement autogame; la pollinisation est similaire à celle décrite auparavant chez *S. asiatica*, sauf que la surface stigmatique, chez *S. bilabiata*, s'étend vers le bas sur la face adaxiale du style. Des croisements entre ces trois espèces ont été tentés, mais il n'en est résulté aucune capsule, ce qui suggère une isolation génétique. Des croisements de *S. asiatica* × *S. asiatica* et de *S. gesnerioides* × *S. gesnerioides* furent toujours fertiles.

D. M. Ralston, Department of Biochemistry, Molecular and Cell Biology, Northwestern University, Evanston, IL 60201, U.S.A.
C. R. Riches, Department of Agricultural Research, Private Bag 0033, Gabarone, Botswana.
L. J. Musselman, Department of Biological Sciences, Old Dominion University, Norfolk, VA 23508, U.S.A.

INTRODUCTION

Species of *Striga* are the most serious parasitic weeds in Africa. *Striga hermonthica* is of tremendous importance in the Sahelian region as a pathogen of sorghum and millet. In West Africa, *S. gesnerioides* is a factor in yield reduction of cowpeas (MUSSELMAN, 1980). In southern Africa the most serious species is *S. asiatica* which attacks maize, sorghum and

millet. The witchweeds of Botswana have recently been reviewed (RICHES, 1984; MUSSELMAN & RICHES, 1985) but little other work on *Striga* in Botswana has been done. The purpose of this paper is to report on detailed morphological studies, breeding relationships, and hosts of three widespread species : *Striga asiatica* (L.) Kuntze, *S. gesnerioides* (Willd.) Vatke, and *S. bilabiata* (Thunb.) Kuntze. This is part of an overall effort to develop a broad based phenetic taxonomy of African *Striga* species.

Various control methods have been investigated; hand-weeding, application of herbicide, fumigation of soil with stimulants to produce suicidal seed germination, crop rotation with stimulant-producing non-hosts, and application of high levels of nitrogen but such methods are unlikely to be appropriate for resource-poor small farmers in Botswana and other underdeveloped areas (MUSSELMAN & RICHES, 1985). A more economic approach would be to distribute resistant host seed to such farmers. Accordingly, many research efforts in *Striga* control are directed at developing crop lines with resistance or tolerance to the parasite (e.g. RAO et al., 1981). These efforts are, however, contingent on further research on *Striga* biology and genetics. Information is needed on the possible importance of genetic interchange in the breakdown of resistance. For example, in Botswana, there is the opportunity for outbreeding in communities where several *Striga* species occur together and flower simultaneously. However, it is not known if genetic interchange occurs. Furthermore, different sources of resistance may be required if parasite populations are found to differ genetically from one area to another.

MATERIALS AND METHODS

S. asiatica and *S. gesnerioides* for use in experimental crosses and morphological observations were grown in pots sunk in soil in the field at Agricultural Research Station near Gaborone Botswana. (Lat. 24°34′ S, Long. 25°57′ E, Alt. 994 m). Detailed procedures are in RALSTON et al. (in preparation). In trial 1 four accessions of *S. asiatica* seed collected from various parts of Botswana were used to infest soil in which *Sorghum bicolor* and *Digitaria smutsii* were grown as hosts. In trial 2 seed of *S. asiatica* collected from sorghum, maize and pearl millet (SA9, 10, 11) was used to infest soil sown with sorghum and pearl millet as hosts. Parasite seed used are recorded Appendix one.

EXPERIMENTAL CROSSES

Once plants of *S. gesnerioides* (parasitising *Indigofera daleoides*) were flowering at the same time as plants of *S. asiatica* (parasitising sorghum or millet), reciprocal crosses were attempted between and amongst species. Pollen was collected in the morning from the staminate parent onto a microscope slide and smeared onto the stigma of the pistillate parent. Pistillate parents were always first emasculated by removal of the corolla tube and epipetalous androecium before dehiscence of anthers occurred. Crosses were made as in Table 1 between *S. asiatica* and *S. gesnerioides*. Crosses were also made between *S. asiatica*.

Successful crosses were scored by enlargement of the capsule due to seed production. In addition, reciprocal crosses were made between wild plants of *S. bilabiata* growing at Nxai Pan (Fig. 1) and potted specimens of *S. asiatica* and *S. gesnerioides* (Table 2).

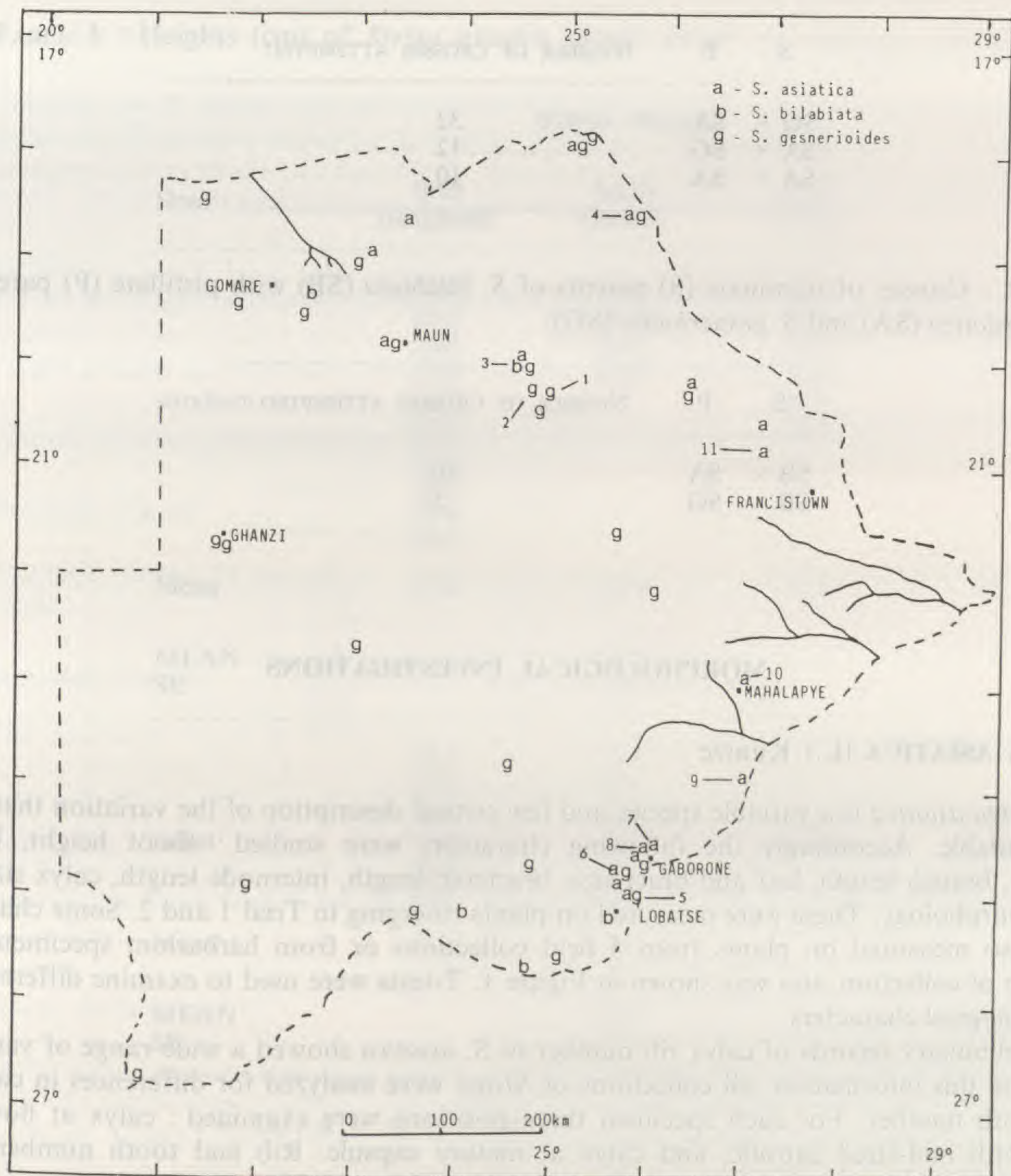


FIG. 1. — Location of **Striga** collection sites in Botswana. Sources : Herbarium collections and field observations by authors. Major collection sites : 1, Maun-Nata 1 ; 2, Maun-Nata 3 ; 3, Kanyu ; 4, Pandamatenga ; 5, Otse ; 6, Manoko ; 7, Mma-mashia ; 8, Sebele ; 9, Ramatlabaki ; 10, Mahalapye ; 11, Marapong.

TABLE 1 : Reciprocal crosses of staminate (S) and pistillate (P) parents of *S. asiatica* (SA) and *S. gesnerioides* (SG).

S	P	NUMBER OF CROSSES ATTEMPTED
SG ×	SA	32
SA ×	SG	12
SA ×	SA	10

TABLE 2 : Crosses of staminate (S) parents of *S. bilabiata* (SB) with pistillate (P) parents of *S. asiatica* (SA) and *S. gesnerioides* (SG).

S	P	NUMBER OF CROSSES ATTEMPTED
SB ×	SA	10
SB ×	SG	5

MORPHOLOGICAL INVESTIGATIONS

STRIGA ASIATICA (L.) Kuntze

Striga asiatica is a variable species and few critical description of the variation that exists are available. Accordingly the following characters were studied : shoot height, branch number, branch length, leaf and bract size, bracteole length, internode length, calyx size, and floral morphology. These were measured on plants emerging in Trial 1 and 2. Some characters were also measured on plants from 5 field collections or from herbarium specimens. The location of collection sites was shown in Figure 1. T-tests were used to examine differences in morphological characters.

Preliminary records of calyx rib number in *S. asiatica* showed a wide range of variation. Based on this information, all collections of *Striga* were analyzed for differences in calyx rib and tooth number. For each specimen three positions were examined : calyx at flowering, calyx with mid-sized capsule, and calyx at mature capsule. Rib and tooth numbers were determined, and measurements were taken of calyx and capsule length and width.

POT CULTURE

Plant height

The height of *Striga* shoots was not found to differ among *S. asiatica* sources or hosts in Trial 1. In Trial 2, however, shoot height was significantly greater (P = 0.01) in pots of

sorghum, where mean height was 25.3 cm, compared with a mean of 18.9 cm in pots of millet (Table 3).

TABLE 3 : Heights (cm) of *Striga asiatica* shoots grown on sorghum and millet.

		STRIGA SOURCE	
HOST	SA9 (sorghum)	SA10 (maize)	SA11 (millet)
sorghum	31.0	25.0	21.0
	27.2	26.0	22.2
	28.4	26.2	23.0
	27.8	22.9	21.0
	28.0		20.5
	27.0		23.2
	27.5		
	28.2		
	26.0		
	24.5		
Mean :	27.6	25.0	21.8
MEAN :		25.3	
SE :		0.7	
millet	14.5	12.5	no growth
	17.5	28.5	
	20.8	18.5	
	16.0	19.0	
	15.5	15.5	
	19.8	28.5	
Mean :	17.3	20.4	
MEAN :		18.9	
SE :		1.5	

t = 7.01 ; df = 30 ; P = 0.001.

Greater height can infer more flowering area and seed production, provided internode length is not also increased.

Branch number

Branch number refers to the number of nodes from which branches arise on the main stem of a *Striga* shoot. Generally, branches occur in pairs, although triplets may be found. On shoots where triplets occur at branch nodes, they also appear at floral nodes.

No significant differences could be found in the number of branches per *Striga* shoot between host or *Striga* source for any of the trials.

Branch length

In Trial 1, total length of branches of *Striga* shoots was found to be greater (non-significant, P = 0.1) on those shoots emerged in pots of sorghum than on those emerged in pots of *Digitaria* (Table 4). The mean total branch length was 93.1 cm in pots of sorghum and 40.4 cm in pots of *Digitaria*.

TABLE 4 : Total length of branches on shoots of *S. asiatica* growing on sorghum or *Digitaria* in Trial 1.

	HOTS	
	sorghum	*Digitaria*
Total branch length (ca.)	218.4	0
	195.0	29.0
	62.6	94.6
	88.0	12.0
	27.2	25.0
	191.2	80.0
	17.0	42.0
	131.0	
	184.0	
	65.4	
	64.0	
	138.0	
	71.0	
	105.0	
	67.0	
	27.0	
	69.6	
	16.0	
Mean :	93.1	40.4
SE :	16.1	13.2

t = 1.9; df = 23; P = 0.1.

In Trial 3, no significant differences were found in branch length between witchweeds grown on sorghum and those on millet, nor were any found between *Striga* sources in all three of the trials. The number and length of branches of a *Striga* plant are pertinent to its vigor. A higher number of branches, together with a greater total length, produces more seed, which enables the parasite to infest an area very quickly. In terms of the survival of the species, such

plants can be considered more successful, and sorghum, therefore, can be considered a better host than *Digitaria*.

Leaf and bract size

Size dimensions were measured from the largest leaf of bract per shoot, as an indicator of maximum growth under the given conditions. Therefore, the means presented do not represent an average over a single plant, rather, they are for use in comparing growth between treatments. Most leaves and bracts on a single *Striga* plant will be smaller.

Maximum width of leaves and bracts of *S. asiatica* did not vary significantly for any treatments.

Maximum length of leaves and bracts was also found to be consistent across host and SA seed source in Trials 1 and 2. However, in Trial 3, this parameter was found to be significantly (P = 0.05) greater in sorghum pots than millets pots, where mean length was 40.3 cm and 32.3 cm, respectively. Difference in size occurred only in those leaves and bracts on the main stem; leaves and bracts on branches achieved similar sizes across all treatment.

Bracteole length

Bracteole length of shoots of *S. asiatica* measured from 3-5 mm, on average, for all treatments.

Internode length

The internode length of shoots of *S. asiatica* at maturity ranged approximately from 15-20 mm. No differences were found among treatments.

Calyx size

Size of the calyx was found not to vary significantly among treatments. The average length was 7 mm.

Floral morphology

Flower color ranged from deep scarlet to bright red to an orange shade. Variation did not occur in any predictable manner. The corolla tube was 10-12 mm long, on average, with a maximum of 15 mm found. One upper lobe averaged 4-5 mm across. Three lower lobes averaged 4 mm in width, by 5-6 mm length. Differences in flower size were random across treatments.

FIELD COLLECTIONS

Morphological records to 10 plants collected at random from each site. Nine herbarium sheets, at the Botswana National Herbarium, were also examined; morphological characters were consistent with the findings in our field collections.

Shoot height

Striga plants collected from south-eastern Botswana from sorghum plants in farmers fields at Manoko, Mma-mashia, and Otse (see Figure 1) were found to achieve comparable heights. Specimens examined from the three sites had a mean height of 18.4 cm (Table 6). This figure is significantly (P = 0.001) less than the mean recorded for plants in the above trials (23.35 cm across all treatments except millet), possibly due to the lower amount of moisture available to plants in rain-fed fields.

TABLE 6 : Heights of *Striga asiatica* shoots parasitising Sorghum collected from Manoko, Mma-mashia, Otse, and Pandamatenga, and collected from grassland at Pandamatenga.

	Collection area				
	Manoko	Mma-mashia	Otse	Pand. sorghum	Pand. grasslands
Heights (ca.)	27.0	25.0	18.7	34.5	47.5
	27.0	25.0	18.7	34.5	47.5
	13.0	15.5	21.0	33.5	28.7
	16.4	26.5	14.0	22.5	40.3
	16.8	16.5	10.0	31.0	32.5
	22.7	21.0	16.4	30.0	37.0
	12.6	12.6	15.0	37.0	30.0
	14.5	31.0	20.5	37.5	44.5
	21.2	24.0	17.7	28.6	42.0
	20.5	21.0	10.0	37.0	36.0
	20.2	18.4	16.0	30.5	39.5
	14.3				
Mean :	18.1	21.1	16.0	32.2	37.8
MEAN :		18.4			35.0
SE :		0.9			1.3

t = 10.63 ; df = 49 ; P = 0.001.

Similarly, a response to available moisture is suggested in *Striga* specimens collected from the Pandamatenga area in northern Botswana. Rainfall for the season was considerably higher around Pandamatenga — 1000 mm, compared with a mean of 321.9 mm around the southeastern area — and the soil has a greater clay content. Accordingly, both host and *Striga* plant, relieved of drought stress, are able to grow more vigorously. *Striga* plants collected from farmers fields and grasslands at Pandamatenga grew to a mean height of 35 cm (significantly larger than south-eastern collections at P = 0.001).

Branch number

No difference was found in the number of branches on *Striga* shoots collected off sorghum from farmers fields at Manoko, Mma-mashia, Otse, and Pandamatenga. However, branch number was significantly (P = 0.001) lower on *Striga* shoots collected from grasslands (Table 7). At Pandamatenga, the mean branch number of grassland plants was 0.9, compared with a mean of 3.5 for specimens from farmers fields.

TABLE 7 : The number of branching nodes per *Striga* shoot of specimens parasitising Sorghum collected from Manoko, Mma-mashia, Otse, and Pandamatenga and collected from grassland at Pandamatenga.

	COLLECTION AREA				
	Manoko	Mma-mashia	Otse	Pand. sorghum	Pand. grasslands
No. of branch nodes	3	6	4	4	2
	2	2	6	4	0
	3.5	4	5.5	1	1
	5	3	3	5	0
	4	4	2.5	1	1
	4	3	3	4.5	1
	2.5	3	0.5	2.5	0
	4	7	6.5	6	1.5
	2	4	3	5	1
	4	2	3	2	1.5
	6				
Mean :	3.6	3.8	3.7	3.5	0.9
SE :	0.4	0.5	0.6	0.6	0.2

t = 4.33 ; df = 18 ; P = 0.001.

Branch length

Branch length was also found to vary significantly (P = 0.001) between *Striga* specimens collected from sorghum and grassland at Pandamatenga (Table 8). The mean of the total branch length for shoots growing on sorghum was 130.4 cm, while the mean for shoots growing in grassland was 21.0 cm.

TABLE 8 : Total branch length per *Striga* shoot of specimens parasitising sorghum collected from Manoko, Mma-mashia, Otse, and Pandamatenga, and collected from grassland at Pandamatenga.

	Manoko	Mma-mashia	Otse	Pand. sorghum	Pand. grassland
	60.0	108.0	37.0	157.0	28.6
	32.0	14.0	115.0	126.0	0.0
	44.0	144.0	57.0	70.0	13.0
Total.	72.0	60.0	33.0	180.0	0.0
branch	81.0	60.0	42.0	16.0	46.0
length	35.4	19.0	52.0	238.0	34.0
(ca.)	24.0	70.0	20.0	116.0	0.0
	86.0	142.0	120.0	194.0	38.0
	13.0	38.0	35.0	176.0	2.0
	70.0	30.0	54.0	31.0	48.0
	144.0				
Mean :	60.1	68.5	56.5	130.4	21.0
MEAN :		61.7			
SE :		7.0		22.8	6.3

Pand. farm v. grass : t = 4.58 ; df = 18 ; P = 0.001. SE farms v. Pand. farm : t = 3.86 ; df = 39 ; P = 0.001. d.

Furthermore, significant (P = 0.001) differences existed in branch length between the northern and south-eastern farm collections; means were 130.4 cm and 61.7 cm, respectively, indicating that branch length, as well as shoot height, may be greater under adequate moisture.

Leaf and bract size

Striga leaves and bracts along the main stem were widest on plants growing on sorghum in Pandamatenga. With a mean maximum width of 3.35 mm, these plants outgrew the northern grassland types (P = 0.001), with a mean width of only 1.7 mm, and the south-eastern specimens (at P = 0.05), which has a mean width of 2.6 mm.

Maximum length of leaves and bracts along the main stem was also greatest on Pandamatenga *Striga* growing on sorghum. The mean for these specimens was 39.5 mm. Mean length of leaves and bracts for the grassland type was 27.0 cm. The three south-eastern farm collections has a mean maximum leaf length of 29.0 cm, significantly (P = 0.001) less than the Pandamatenga farm type.

Leaves and bracts growing on branches also varied in length among field collections. Maximum length was observed on Pandamatenga farm-type *Striga* with a mean of 23 cm. South-eastern farm collections had a mean branch leaf length of 18.5 cm (significantly less at P = 0.05), and the grassland *Striga* plants achieved a length of only 6.3 cm, if branching occurred at all.

Maximum width of leaves and bracts on branches was not found to differ significantly between collections.

Bracteole length

This character was also similar between *Striga* grown in trials and those found in fields in the south-eastern area. Bracteole length of specimens from Manoko, Mma-mashia, and Otse was 3-5 mm. *Striga* from the Pandamatenga grassland developed bracteoles in this range, as well. Yet, the farm collections from Pandamatenga developed bracteoles 6-10 mm in length.

Internode length

As in the trial plots, the internode distance of *Striga* plants growing in farmers' fields in the south-eastern area averaged about 15-20 mm. Both collections from Pandamatenga, however, had internode lengths of 30-35 mm. The longer distance between nodes indicates that the generally enhanced growth of *Striga* in the northern area is largely due to elongation.

Calyx size

The mean calyx length of Pandamatenga collections was 7.9 mm. This figure is comparable with the mean calyx length in trial specimens. However, south-eastern field collections were found to have mean calyx lengths of 6.06 mm, which were significantly ($P = 0.001$) lower.

Floral morphology

Variation in coloration was similar for trial flowers. A yellow-flowering type from Mogobane, in the South-east District is in the *Botswana National Herbarium (no. 1801)*, but the authors did not observe any yellow flowers in the numerous field stands observed.

Flower size did not vary appreciably from trial findings.

Calyx investigation

The examination of calyces for each *S. asiatica* collection showed enormous variability in rib and tooth number. The most common combination was 11 ribs on a calyx with five teeth, yet the range was found to be 11-16 ribs on calyces with 5-9 teeth. The arrangement was quite variable even within a single plant. The one exception to this variability was found in the Pandamatenga collection from grassland; virtually all calyces examined had 11 ribs and 5 teeth.

The investigation of three calyx locations on a single plant, at flowering, at mid-size capsule, and at mature capsule, provides insight into the temporal development of the calyx. A general trend seemed evident where 5 teeth and 11 ribs would occur at flowering, progressing to as many as 9 teeth and 16 ribs on calyces encasing mature capsules. The calyces with a greater number of teeth were generally larger, as often were the seed capsules. It is possible, therefore, that *Striga* expands its calyx size by increasing rib number to protect developing seed capsules.

The 5-toothed, 11-ribbed calyx was found to alternate a rib terminating a tooth with a rib terminating a sinus, except in the location opposite the stem, adjacent to the bract, where two ribs were present in the sinus. Where more than five teeth were found, it appeared that one or more sinus ribs had elongated. No particular rib position was favoured; all arrangements of ribs terminating teeth or sinuses could be found.

During investigation, the possible development of new ribs could be observed. Ribs appeared to split longitudinally, pull away from each other and increase rib number. Often, one sinus rib appeared to be splitting off on either side, yielding three ribs, and a new tooth seemed to develop as the centermost rib elongated. Such a process would have to be monitored over time to be confirmed. In other instances, teeth ribs appeared to split off to form new sinus ribs.

The uniformity in the Pandamatenga grassland collection may reflect that seed capsules on these plants only reach a certain size adequately protected by a calyx with five teeth and eleven ribs. In this case, one would expect that the mature capsule size for this collection would be smaller than for other collections. However, such findings were not always significantly different (Table 5).

TABLE 5 : Length of mature seed capsules of five field collections of *S. asiatica.*

	Collections area				
	Manoko	Mma-mashia	Otse	Pand. sorghum	Pand. grasslands
Length (cm)	5.0	4.0	3.0	4.0	3.0
	4.5	5.5	5.0	5.5	3.5
	6.0	4.0	5.0	4.0	4.0
	4.0	5.0	6.5	3.5	4.0
	6.0	5.5	6.0	5.0	4.5
	6.0	5.0	6.0	4.0	4.0
	4.5	4.0	6.0	5.0	4.0
	6.0	4.0	4.0	6.0	4.0
	6.0	4.0	3.0	3.5	
	6.0	5.5			
	4.0				
Mean	5.3	4.7	4.9	4.2	3.9
SE	0.9	0.7	1.3	0.9	0.4

It was common to find two or three ribs terminating a calyx tooth, a situation that is not treated in *Striga* keys. In fact, the large number of different rib and tooth arrangements made it a questionable character for use in keys.

STRIGA GESNERIOIDES (Willd.) Vatke

S. gesnerioides from only two sources developed on the hosts used in trials, as shown below :

	Striga source (Host)			
	SG1 (*Indigofera*)	SG2 (*Tephrosia*)	SG3 (*Tephrosia*)	SG4 (not recorded)
HOST				
Tobacco Tv133	—	+	—	—
Indigofera	+	—	—	—

+ for emergence

In Trial 1, SG1, collected from *Indigofera*, only attacked *Indigofera* emerging in four of five pots. Examination of the roots of potential hosts at the termination of the trials indicated that no other parasite development had occured. SG2, collected from *Tephrosia sp*., showed weak development on tobacco, but not *Indigofera*. In a preliminary pot trial, the parasite emerged 162 days after the tobacco was sown and flowered 10 days following emergence. In another pot trial, emergence occured in one pot of tobacco only, at 161 days. Growth of *S. gesnerioides* after emergence on tobacco was, however, poor. Plants grew to no more than 40 mm high, produced up to four flowers and died back. Plant morphology was, however, similar to the source material collected from *Tephrosia* (fleshy green stems with short internodes).

In the latter pot trial, haustoria were found on tobacco roots in several pots when tipped out and discarded after 191 days. On some haustoria, shoot initials could also be observed, yet emergence occured in only the one pot.

Although, as a species, *S. gesnerioides* has a wide host range, specialized strains which are host-specific have been reported by a number of authors. WILD (1948) demonstrated that while *S. gesnerioides* on tobacco could be germinated by cowpea root exudate, no attatchment of the parasite to cowpea occurs. Further evidence that certain strains of *S. gesnerioides* will only parasitize the host from which they are collected was provided by MUSSELMAN & PARKER (1981). In our trials only one variety of tobacco was used, but tentatively, the *Indigofera* form appears specific to *Indigofera*. Likewise, SG3 may be specific to *Tephrosia*. A germination test showed this seed batch to be viable at approximately 7 %. Insufficient seed prevented a test on SG4. A broader host range is indicated, however, for SG2 (ex. *Tephrosia*), because it parasitized, albeit weakly, tobacco. This is the only crop host of *S. gesnerioides* in southern Africa. In Zimbabwe, the species has been reported as a problem on tobacco in limited areas. *Tephrosia* spp. have also been collected as hosts in Zimbabwe (WILD, 1948).

Morphology

In view of the limited emergence of *S. gesnerioides* in the trials, comments on the morphology of the species in Botswana will be restricted largely to field collections from 14 sites. With some notable exceptions, e.g. Maun-Nata Road sites 1 and 2, the density of *S. gesnerioides* found at a particular location tends to be low. The following records refer normally to 4-5 mature plants per site and should, therefore, be seen as largely descriptive. However, a presentation of the range of dimensions of *S. gesnerioides* seen throughout Botswana does provide a useful characterization of species for comparison with collections from other parts of Africa. This section may provide some insight into which diagnostic characters used elsewhere hold up and which need modification in order to include the range of variation seen in Botswana in a workable description of the species as a whole. Details of collection sites are given in the Appendix.

Combinations of key characters are then used to prepare tentative morphotypes of the species seen to date (this being without doubt the most variable and widespread member of the genus in Botswana).

Appearance

Collections range from tall, slender stems with long internodes to rather succulent short plants with closely packed nodes. Most plants varied from pale to dark green. Some collections, e.g. Kanyu (sheet 26), had totally red stems and foliage.

Primary haustorium

Plants of *S. gesnerioides* usually have a large, tuberous primary haustorium. On plants from Maun-Nata site 2, the haustorium is particularly large at up to 2 cm in diameter.

Shoot height

The tallest plant (*Botswana National Herbarium No. 1089*, Kgale mountain) is the only specimen measured over 30 cm. Mean heights of twelve collections investigated ranged from 8.2-24.3 cm; seven sites included individuals of over 17.5 cm and three of over 20 cm.

Although host and environment may influence parasite growth in a similar way to *S. asiatica*, as evident by the poor growth of SG2 on tobacco, height does seem associated with other characters, including — not surprisingly — internode length, but, more importantly, succulence and flower colour.

Branch number and position

Considerable variation in branching pattern was noted among collections. While at any site specimens could be found unbranched or with multiple stems, the positions of the branches appear related to other characters, in particular, height and flower colour. Six collections included specimens with 10 or more branches; the maximum recorded was 29.

Position of branches varied from all arising below ground or at ground level with the shorter, more succulent types, to branches arising off the main stem up to 8.5 cm above ground for taller types.

Branch length

Collections characterized by smaller, succulent specimens tended to have fairly short branches up to 8 cm. Elsewhere, branch length reached 18.5 cm.

Six collections included individuals with branches greater than 7.5 cm.

Leaf and bract size

All specimens of *S. gesnerioides* investigated had scale-like leaves appressed to the stem. Maximum leaf size of 4-12 mm long, by 1-4 mm wide was found on tall, non-succulent plant types, collected south of Gumare, western Ngamiland (sheet 35). Elsewhere, leaf dimensions were within the range of 1-8 mm long, by 1-4 mm wide.

In six collections, bract length was in the range of 5-8 mm. One collection from Kanyu (sheet 25), however, had smaller bracts at 3-4 mm, while length ranged from 5-10 mm for sheet 35.

Bracteole length

Across all collections, bracteole length varied from 3-7 mm. Three collections, Maun-Nata Road site 1 and site 2, and Makgadikgadi (sheets 21, 22, and 36, respectively), included specimens with bracteoles over 5 mm long.

Internode length

Internode length is a further character which is closely related to plant succulence, height, and, to some extent, flower color. Generally, internodes are shorter between floral nodes than between leaf or branch nodes. It is not unusual, however, in *S. gesnerioides* to find floral nodes at ground level. The succulent, yellow-flowered type from Maun-Nata site 2 (sheet 22), for example, included specimens of this type. Floral internodes in this collection and other short internode types, e.g. sheets 21, 22, 24, and 36, are in the range of 2-7 mm.

Eight collections included specimens with vegetative internodes over 10 mm. Four had internodes in excess of 20 mm. These long internode types tend to be non-fleshy and have light pink flowers. Floral internodes on such specimens, e.g. sheets 26, 27, 28, and 35, regularly reach up to 20 mm.

Calyx characters

In *S. gesnerioides*, each calyx rib ends in a tooth. Of ten collections flowering at the time of observation, six had 5 calyx teeth on all flowers examined. In three collections, the occasional calyx with 6 teeth was noted. The yellow-flowered, short internode, succulent type from Makgadikgadi (sheet 36) was the exception, with tooth number being 6 or 7. Calyx

length across all collections was in the range of 3-6.5 mm from base to sinus with a tooth length of 1.5-4 mm.

Floral morphology

A number of floral characters were noted to show considerable variation between sites. Corolla color is generally light pink to mauve/lilac. At Makgadikgadi, Maun-Nata site 2, and Kanyu, however, pale yellow-flowered types were found. A yellow-flowered specimen had previously been collected at Otse, South-east District (*P. J. Mott 426*, University of Botswana Herbarium).

Length of the corolla tube for specimens examined was in the range of 7-10 mm. Dimensions of the corolla lobes, however, varied considerably. Largest flowers were found on plants with long internodes, e.g. Kanyu (sheet 26), with an upper lobe of 4 mm long, and three lower lobes between 4.5 and 8 mm, and on the collection south of Gumare (sheet 35), with an upper lobe of 3.5 mm and lower lobes 5-8 mm long. Elsewhere, upper lobes did not exceed 2.5 mm, while lower lobes were generally below 4 mm.

Morphotypes of *Striga gesnerioides*

MUSSELMAN & PARKER (1983) reported host specificity in *S. gesnerioides* to be strongly correlated to the morphotype. A number of morphotypes with distinct combinations of stem morphology, internode length, flower color, and size can be recognized in Botswana and appear to be host-specific.

The following morphotypes occur :

A. Short internodes (2-5 mm), succulent stems 8-18 cm tall, with yellow flowers. Host : restricted to an *Ipomoea sp.*

B. Short internodes (2-11 mm), succulent stems 7.5-13 cm tall, with light-pink to deep-purple flowers. Host : *Indigofera sp.* and *Pteridiscus sp.*

C. Medium internodes (4-25 mm), non-succulent stems 7-24.5 cm tall, with light-pink flowers, lower lobes 2-3.5 mm long. Host : *Tephrosia sp.*

D. Long internodes (6-32 mm), non-succulent stems, occasionally red pigmented, large light-pink flowers, lower lobes 5-8 mm long. Host : *Rhynchosia*, *Tephrosia*, and an undetermined species of *Convolvulaceae*.

STRIGA BILABIATA (Thunb.) Kuntze

S. bilabiata failed to grow in the trials hence no material was available for discerning the host-range and life cycle. After-ripening is necessary in *S. asiatica* for roughly six months before seeds will germinate. It is possible that *S. bilabiata* may also require a period of after-ripening perhaps of greater duration than that for *S. asiatica* since the seed used in the trial had been collected only seven months earlier.

In fact, *S. bilabiata* did germinate in two pots of maize. The maize was growing very

poorly and the pots were tipped so that the roots could be examined before they rotted. In two cases small haustoria were found each with an etiolated shoot.

Morphological observations on this species are restricted to plants collected at the Kanyu site parasitising *Schmidtia pappophoroides*. In his treatment of the *S. bilabiata* complex in West Africa, HEPPER (1960) designated five sub-species on a combination of diagnostic characters. The Kanyu specimens, with obtusely square stems, linear to elliptic bracts, subulate calyx teeth, and a close inflorescence, appear to fit quite well into *S. bilabiata* subsp. *bilabiata*. Comparison of our collection with specimens from Botswana in Kew seen by HEPPER, e.g. from Lobatse (*Tapscott*) and Okavango valley (*Lugard 270*) should be undertaken. Stem heights of up to 42 cm means that the Kanyu material is taller than the majority of the 243 *S. bilabiata* specimens measured by HEPPER. The maximum frequency in the group was in the 16-20 cm grouping. The Kanyu material consistently has 5 calyx ribs, with each rib terminating in a calyx tooth. Hairs on the stem are ascending, and the corolla tube is conspicuously hairy, keying out to *S. bilabiata* with no difficulty, using the key for *Striga* in East Africa (HEPPER, 1984). Divergent leaves of 15-21 mm which are not reduced, conspicuously hairy corollas on plants with 4 to 5 ribs or nerves, each ending in a calyx tooth likewise keys down to *S. bilabiata* in MUSSELMAN & HEPPER (1985) for Sudan witchweeds.

RELIABILITY OF TAXONOMIC CHARACTERS

Keys to *Striga* often use calyx rib number as the primary determinant, as well as size of calyx and corolla tube, flower color, bract size, pubescence, and inflorescence (WETTSTEIN, 1893; HUTCHINSON & DALZIEL, 1963; MUSSELMAN & HEPPER, 1985). WETTSTEIN's infrageneric classification of *Striga* into the *Pentapleureae*, with five calyx ribs each terminating a lobe, and the *Polypleureae*, with ten or more ribs, alternately terminating a lobe, could not be strictly applied to our specimens. Such variability in calyx rib number has been discussed by MUSSELMAN in reference to findings in Sudan and other African countries (MUSSELMAN & AYENSU, 1984). The use of this character in keys should be modified to include the different arrangements of calyx ribs. Corollas are also variable among *Striga* species. The number open at a time per inflorescence branch ranges from 1 to 5 for all three species examined. Furthermore, lobe size and pigmentation in *S. asiatica* were variable. Flowers, therefore, also need to be described in terms of a range of findings.

Characteristics relating to pubescence and overall plant architecture, however, appear to be more consistent.

FLORAL SYNDROME AND MODES OF POLLINATION OF STRIGA SPECIES

Striga asiatica

Flowering commences 2-4 weeks after emergence of the shoot. Nodes at the top of the main stem develop pairs of buds, although it is not uncommon to find a node producing one

flower and one branch, particularly in the first nodes where flowering occurs. Once the corolla is visible from the calyx, it elongates for one or two days before opening. Flowers persist for two days. The number of flowers open at a time per inflorescence branch is 2-5, rather than two only, as reported for plants in Sudan (MUSSELMAN & HEPPER, 1985). Floral development is always acropetal as the stem elongates. Up to 21 nodes on a single main stem were recorded to produce flowers in trials. Flowering on branches begins roughly 7-10 days later than the main stem, in the highest branches first, and then progressing to the lower branches. Up to 16 nodes on a single branch have been recorded to flower in trials. Flowering lasts for 3-4 weeks, but the final few flowers are smaller, malformed, and pale. The final buds elongate but do not open. Floral lobes, measuring from 2-5 mm wide and 5-8 mm long, may be narrow and spreading or wide and overlapping. In rare cases, four, rather than three, lobes will make up the lower lip, generally, with one far smaller than the remaining three. Emargination of the upper lobe may be marked or undetectable.

The androecium is epipetalous and moves forward with the tube during elongation. The style also elongates, and when the flower opens, the stigma is parallel with the anthers. Prior to opening, the corolla tube bends away from the stem at an angle of 45-90°. The bend flattens out the tube slightly in the area where pollination occurs. Hairs on the inner surface of the corolla tube point outwards. These physical features serve to assure autogamy, along with the sticky consistency of the pollen, which forms a plug over the stigmatic surface (MUSSELMAN & RICHES, 1985). Not only is autogamy assured, therefore, but pollen of other species is blocked. After the corolla tube whithers, the style and the pollen plug persist. Flowers open following anthesis before mid-morning.

Despite the fact that *S. asiatica* is autogamous, it bears features of an entomophilous out-crosser. It has showy flowers that may persist for two days, and the entire plant flowers for several weeks.

Striga gesnerioides

Flowering commences 7-10 days after emergence in this *Striga* species and floral progression is similar to that in *S. asiatica.* Up to 16 nodes on a single plant were recorded to produce flowers in trials. Flowers persist for two days or more.

The corolla tubes arch away from the stem at an angle of 40-50°. The inside of the tube is densely pubescent, with the hairs pointing upward. At 9:00 am, anthers in new buds have not shed pollen, while those in buds in the process of opening have shed pollen. Furthermore, flowering in *S. gesnerioides* is not highly conspicuous or persistent. The evidence, therefore, supports a strongly autogamous mode of pollination.

Striga bilabiata

The following observations were made on the field collection from Kanyu.

The flower has two lobes. The upper lobe is strongly recurved, about 4 mm in width. The lower lobe appears like a fused mass of the three in *S. asiatica*, with two emarginations half the length of the lobe. One to five flowers are open at a time per inflorescence branch. Floral progression appears the same as for *S. asiatica.* The corolla tube has a fairly wide opening and is arched, but not sharply bent, away from the stem.

There are no previous reports of the mode of pollination in *S. bilabiata*. Our studies indicate that this species is autogamous. During early evening, the corolla, as yet unopened, extends beyond the calyx teeth. At this stage the corolla tube is approximately 7.75 mm from base to the orifice of the tube. Dissections indicated that in this pre-anthesis position, the papillate surface on the adaxial side of the stigma is appressed to the stamens. Following sunrise, the corolla has extended a further 1 mm and a sticky mass of pollen has been shed — stamens, by this stage, moving to 0.5 mm above the stigma. Corolla and style elongation then proceeds a further 1 mm. The two upper dehisced stamens are clearly visible approximately 1 mm down the throat of the corolla and no hairs occlude the orifice as with *S. gesnerioides* and *S. asiatica*.

Two further structural feature seem to ensure autogamy. Firstly, the inner surface of the corolla at the position of the stamens at dehiscence is hairy. Pollen is trapped on these hairs. Secondly, before opening, the tube becomes compressed, ensuring pollen contact with the elongating style.

Morphological features of a possible vestigial entomophilous pollination syndrome are the production of copious, very sweet nectar, showy flowers, and a long period of flowering per plant. During observations of *S. bilabiata* in the field, floral visitors were not conspicuous. Further evidence of autogamy is the almost 100 % rate of capsule production.

EXPERIMENTAL CROSSES

Reciprocal crosses between *S. asiatica* and *S. gesnerioides* (Table 1) did not succeed in producing seed. However, seed production did occur for all cross-pollinations within *S. asiatica*, whether between shoots in different pots or in the same pot, or between different flowers on the same shoot. Capsule enlargement was obvious within seven days. It appears, then, that *S. asiatica* and *S. gesnerioides* are not interfertile. There is, therefore, a genetic barrier to interfertility, as well as strong autogamy.

Cross-pollinations attempted between *S. bilabiata* and *S. asiatica* or *S. gesnerioides* (Table 2) were also unsuccessful. No capsules were formed. Fertility between these species can not be ruled out, however, until unilateral interfertility with *S. bilabiata* as the pistillate parent is examined.

ACKNOWLEDGMENT : This work was supported by grant number 58-319R-5-006 of the office of International Cooperation and Development of the U.S. Dept. of Agriculture and executed for the Government of Botswana by the Dept. of Agricultural Research, Gabarone, Botswana.

LITERATURE CITED

HEPPER, F. N., 1960. — New and noteworthy Scrophulariaceae in Africa. *Kew Bull.* 14 : 402-416.

HEPPER, F. N., 1984. — A key to East African species of Striga. *In* PARKER, C., MUSSELMAN, L. J., POLHILL, R. M. & WILSON, A. K. (eds.), *Proceedings Third International Symposium on Parasitic Weeds*, ICARDA, Aleppo, Syria, pp. 262-265.

HEPPER, F. N., 1963. — *Striga*, pp. 370-273. *In* HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J. M., *Flora of West Tropical Africa*, second ed., London, Overseas Governments.

MUSSELMAN, L. J., 1984. — Some taxonomic problems in the genus Striga with particular reference to Africa. *In* PARKER, C., MUSSELMAN, L. J., POLHILL, R. M. & WILSON, A. K. (eds.), *Proceedings Third International Symposium on Parasitic Weeds*, ICARDA, Aleppo, Syria, pp. 63-57.

MUSSELMAN, L. J. & PARKER, C., 1981. — Studies on the indigo witchweed, the American strain of Striga gesnerioides (Scrophulariaceae). *Weed Sci.* 29 : 594-596.

MUSSELMAN, L. J. & PARKER, C., 1983. — Biosystematic research in the genus Striga (Scrophulariaceae). *In* RAMAIAH, K. V. & RAO, M. J. V. (eds.), *Proceedings Second International Workshop on Striga*, ICRISAT, Pantancheru, A.P. India, pp. 19-24.

MUSSELMAN, L. J. & AYENSU, E. S., 1984. — Taxonomy and Biosystematics of Striga. *In* AYENSU, E., DOGGETT, H., KEYNES, R., MARTON-LEFEVRE, J., MUSSELMAN, L. J., PARKER, C., & PICKERING, A., *Striga : Biology and control workshop*, Dakar, Sénégal, pp. 37-45.

MUSSELMAN, L. J. & HEPPER, F. N., 1986. — The witchweeds (Striga, Scrophulariaceae) of the Sudan Republic. *Kew Bull.* 51 : 205-221,

MUSSELMAN, L. J. & RICHES, C. R., 1985. — Witchweeds of Botswana. *Bull. Agric. Research in Botswana* 4 : 3-11.

NICKRENT, D. L. & MUSSELMAN, L. J., 1979. — Autogamy in the American strain of witchweed, Striga asiatica (Scrophulariaceae). *Brittonia* 31 : 253-6.

RAO, M. J. V., CHIDLEY, V. L., RAMAIAH, K. V. & HOUSE, L. R., 1983. — Breeding sorghum genotypes with resistance to Striga asiatica at ICRISAT center. *In* RAMAIAH, K. V. & RAO, M. J. V. (eds.), ICRISAT, Pantancheru, A.P. India, pp. 61-76.

RICHES, C. R., 1984. — *Parasitic weeds of the SADCC region with particular reference to the biology and control of A. vogelli Benth.* SADCC Workshop on Small Farm Weed Control, Harare, Zimbabwe, 1-11 May.

WILD, H., 1948. — A suggestion for the control of tobacco witchweed Striga gesnerioides (Willd.) Vatke by leguminous trap crops. *Rhod. Agric. J.* 45 : 408-215.

APPENDIX

SEED ACCESSIONS USED IN POT CULTURES

Striga asiatica

SA1 Collected in 1985 from Sebele Agricultural Research Station in the south-east district of Botswana. Host : sorghum.

SA2 Collected in 1985 from Ramatlabaki in the Kgatleng district of southern Botswana. Host : sorghum.

SA3 Collected in 1985 from Mahalapye in the central district of Botswana. Host : sorghum.

SA4 Collected in 1985 from Marapong in the north-east district of Botswana. Host : sorghum.

SA9 Collected in 1980 from Ntoro Farm, Matabeleng lands, in the Kgatleng district of southern Botswana. Host : sorghum.

SA10 Collected in 1980 from Ntoro. Host : maize.

SA11 Collected in 1980 from Thlaype Lands Kgateng District. Host : pearl millet.

Striga bilabiata

SB1 Collected in 1985 from Nxai Pan (Kanyu flats) in Ngamiland in northern Botswana. Host : *Schmidtia pappophoroides*.

Striga gesnerioides

SG1 Collected in 1985 from Jwaneng in the central district of Botswana. Host : *Indigofera sp*. Short internodes.

SG2 Collected in 1985 from Nxai Pan (Kanyu flats) in Ngamiland, northern Botswana. Host : *Tephrosia sp*. Short internodes.

SG3 Collected in 1985 from Nxai Pan in Ngamiland. Host : *Tephrosia sp*. Long internodes.

SG4 Collected in 1980 from Kutse in the Kweneng district. Host : unknown. Short internodes.

Achevé d'imprimer le 30 octobre 1987.

Le Bulletin du 1^er^ trimestre de l'année 1987 a été diffusé le 18 septembre 1987.

IMPRIMERIE NATIONALE

7 564 002 5

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des travaux traitant de divers aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (*t.* 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique (fusionnée en 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimiques.

Dernières parutions dans la série B :

T. 28. Roquebert, M.-F. — Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogenèse chez quelques champignons microscopiques. 1981, 79 p., 23 f. de pl. ; 14 fig., 4 tabl.

T. 29. Keddam-Malplanche, M. — Le pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon : Morphologie et tendances évolutives. 1985, 109 p., 45 fig., 16 pl., 18 tabl.

T. 30. Allorge, L. — Monographie des Apocynacées-Tabernaemontanoïdées américaines. 1985, 216 p., 76 pl.

T. 31. Poncy, O. — Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoideae) en Guyane française. 1985, 153 p., 37 fig., 11 pl.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

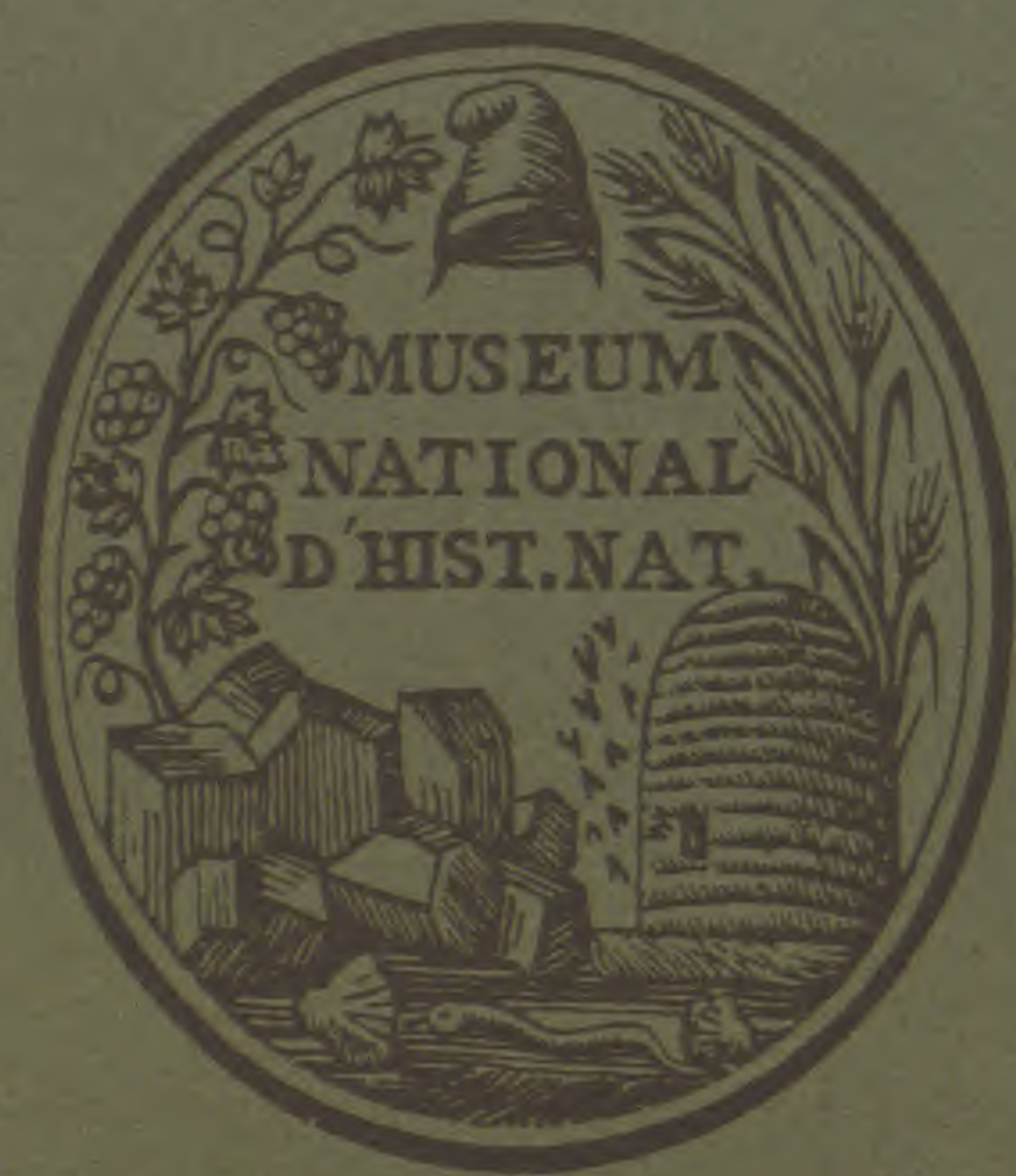
(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25, CCP La Source 33.075.20 W).

— Flore de Madagascar et des Comores, 92 vol. parus.
— Flore du Gabon, 29 vol. parus.
— Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 22 vol. parus.
— Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 14 vol. parus.
— Flore du Cameroun, 29 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.31.35.21).

— Cryptogamie, Mycologie (CCP Paris 6.193.02 K)
— Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP Paris 4.481.43 T)
— Cryptogamie, Algologie (CCP Paris 14.522.31 T)


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

ISSN 0240-8937

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique

phytochimie

4e SÉRIE T. 9 1987 N° 3

Juillet-Septembre 1987

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. BRYGOO

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur PH. MORAT, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédacteur : J. JÉRÉMIE.
Comité de lecture : J. BOSSER, Paris ; E. BOUREAU, Paris ; F. EHRENDORFER, Vienne ; F. R. FOSBERG, Washington ; F. HALLÉ, Montpellier ; N. HALLÉ, Paris ; J.-L. HAMEL, Paris ; V. H. HEYWOOD, Reading ; L. A. S. JOHNSON, Sydney ; S. JOVET, Paris ; C. KALKMAN, Leiden ; L. LACOSTE, Paris ; J.-F. LEROY, Paris ; A. LE THOMAS, Paris ; R. LETOUZEY, Paris ; D. MOLHO, Paris ; R. E. G. PICHI-SERMOLLI, Perugia ; P. H. RAVEN, St Louis ; R. SCHNELL, Paris ; A. TAKHTAJAN, Léningrad ; M. VAN CAMPO, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc.

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 43.36.47.25. Ils sont examinés par les responsables de la revue, puis soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la *présentation* de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les *clés*.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscules, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

Illustrations : Le format maximum des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60. CCP Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60.

Abonnements pour l'année 1987 (Prix h.t.)

Abonnement général (Section A, B, C) : 1500 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 860 F.
Section B : *Adansonia*, botanique : 400 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 400 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

QK1
B9221

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4[e] série, 9, 1987, section B, *ADANSONIA*, n° 3

SOMMAIRE — *CONTENTS*

RAYNAL-ROQUES, A. — Trois nouvelles espèces africaines dans le genre Striga (Scrophulariaceae) 221

Three new african species of the genus Striga (Scrophulariaceae).

HALLÉ, N. — Cola lizae N. Hallé (Sterculiaceae), nouvelle espèce du Moyen Ogooué (Gabon) 229

Cola lizae N. Hallé (Sterculiaceae), a new species from the middle Ogooué valley (Gabon).

GOLDBLATT, P., RUDALL, P., CHEADLE, V. I., DORR, L. J. & WILLIAMS, C. A. — Affinities of the Madagascan endemic Geosiris, Iridaceae or Geosiridaceae 239

Affinités du genre endémique malgache Geosiris, Iridaceae ou Geosiridaceae.

BOSSER, J. — Contribution à l'étude des Orchidaceae de Madagascar et des Mascareignes. XXII 249

Contribution to the study of the Orchids of Madagascar and the Mascarenes. XXII.

JACQUES-FÉLIX, H. — Un nouvel Heterotis (Melastomataceae) du Gabon 255

A new Heterotis (Melastomataceae) from Gabon.

HANSEN, C. — Vietsenia scaposa C. Hansen, a new species of the Melastomataceae for Vietnam 259

Vietsenia scaposa C. Hansen, une nouvelle espèce de Melastomataceae du Viêt-Nam.

HANSEN, C. — Poilannammia C. Hansen (Melastomataceae), a new genus of four new species endemic to Vietnam 263

Poilannammia C. Hansen (Melastomataceae), nouveau genre pour quatre nouvelles espèces endémiques du Viêt-Nam.

JAFFRÉ, T., VEILLON, J.-M. & CHERRIER, J.-F. — Sur la présence de deux Cupressaceae, Neocallitropsis pancheri (Carr.) Laubenf. et Libocedrus austrocaledonica Brongn. & Gris, dans le massif du Paéoua et localités nouvelles de Gymnospermes en Nouvelle-Calédonie 273

On the occurrence of two Cupressaceae, Neocallitropsis pancheri (Carr.) Laubenf. and Libocedrus austrocaledonica Brongn. & Gris, in the Mt. Paéoua area and new localities for Gymnosperms in New Caledonia.

MISSOURI BOTANICAL

FEB 22 1988

GARDEN LIBRARY

Guyot, M. — Les stomates du genre Brunfelsia (Solanaceae) 289

The stomates in the genus Brunfelsia (Solanaceae).

Sist, P. & Puig, H. — Régénération, dynamique des populations et dissémination d'un palmier de Guyane française : Jessenia bataua (Mart.) Burret subsp. oligocarpa (Griseb. & H. Wendl.) Balick 317

Regeneration, population dynamics, and dissemination of a palm from french Guyana : Jessenia bataua (Mart.) Burret subsp. oligocarpa (Griseb. & H. Wendl.) Balick.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, n° 3 : 221-227.

Trois nouvelles espèces africaines dans le genre *Striga* (*Scrophulariaceae*)

A. Raynal-Roques

Résumé : Description de trois nouvelles espèces de *Striga* : *S. glumacea*, de République Centrafricaine, proche de *S. baumannii*; *S. lepidagathidis*, des basses montagnes gréseuses du Sénégal oriental à la Guinée, proche de *S. bilabiata* subsp. *barteri*; *S. gastonii*, des plaines cuirassées du Tchad méridional, proche de *S. aequinoctialis*. *S. lepidagathidis* et *S. gastonii* parasitent diverses espèces de *Lepidagathis*.

Summary : Three new species of *Striga* are described : *S. glumacea*, from République Centrafricaine, related to *S. baumannii*; *S. lepidagathidis*, growing on sandstone highlands, from Eastern Sénégal to Guinée, related to *S. bilabiata* subsp. *barteri*; *S. gastonii*, from lateritic plains in Southern Tchad, related to *S. aequinoctialis*. *S. lepidagathidis* and *S. gastonii* are parasitizing different species of *Lepidagathis*.

Aline Raynal-Roques, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

L'étude des collections africaines de *Striga* a révélé l'existence de trois espèces encore inconnues. Si l'une d'elles est représentée par plusieurs échantillons, tous provenant d'une région limitée, les deux autres ne sont connues que par leurs types. La décision de les décrire a donc été longtemps différée, tant il est regrettable de créer des espèces dont on ne sait rien de l'extension géographique, et presque rien de la variabilité. Le matériel original de *S. glumacea* est toutefois constitué de 16 individus entiers : bien qu'unique, cet échantillon représente à lui seul une population, et la description de l'espèce peut paraître satisfaisante malgré l'ignorance où l'on est de sa répartition. Il n'en est malheureusement pas de même de *S. gastonii*, dont la seule récolte connue consiste en un matériel complet, certes, mais pauvre.

La rareté des récoltes récentes dans les régions d'où proviennent ces plantes, le caractère improbable de nouvelles prospections botaniques dans un futur proche, une situation générale aléatoire à de multiples titres, interdisent d'espérer d'éventuelles collections complémentaires dans un avenir raisonnable. L'alternative était simple, décrire des espèces sur un matériel unique et peu abondant, ou ne pas les révéler, bien qu'elles soient clairement caractérisées, et les condamner alors à l'oubli pour, probablement, des décennies.

Les spécimens étant étudiés, et indiscutablement inclassables dans les espèces de *Striga* actuellement connues, il a paru préférable de les nommer afin de faire progresser la connaissance globale de ce genre intéressant.

DESCRIPTION DE *STRIGA GLUMACEA*

Striga glumacea A. Raynal, *sp. nov.*

Herba glabra, caule erecta rigida, foliis, ut bracteis bracteolisque, ad squamas reductis. Bracteolae rigidae complicatae scariosae, bracteam aequantes vel superantes. Calyx tubulosus laevigatus, inequaliter 5-dentatus. Corolla minuta zygomorpha, labiis carnosis, infero in lobulum filiforme contracto, tubo haud inflexo sed vix curvato.

A Striga baumannii Engl., *vivendi modo annuo, bracteolis longitudinaliter complicatis, calycis sinu dorsale rotundato non profundo, etiam sepalo dorsale medio sinus aristato, denique corolla lobis inaequalissimis, praesertim differt.*

TYPE : *Tisserant 3658*, République Centrafricaine, Bangassou, 20.8.1938; fleurs jaunes; latérite (holo-, P).

La plante est entièrement glabre et lisse; toutefois, les marges des feuilles, bractées, bractéoles et dents du calice sont ciliées. Feuilles et bractées sont réduites à de petites écailles triangulaires, appliquées à la tige, toujours opposées.

S. glumacea ressemble à *S. baumannii*, avec lequel il partage certaines particularités qui les distinguent des autres espèces du genre; glabres tous les deux, ils ont une haute silhouette aphylle, grêle et raide, un épi ténu et effilé, sur lequel les fleurs minuscules, étroitement tubuleuses, excurvées, évoquent des ergots sur des épis de Graminées. Ils ont en commun le calice à dents courtes, la corolle à tube à peine arqué, à lèvres minuscules et charnues, la capsule linéaire, tronquée au sommet, atténuée et stérile à la base.

S. glumacea se distingue toutefois de *S. baumannii* par des caractères très nets, tels que :

— l'absence de nervures visibles sur le tube du calice;

— les lobes du calice : 4 sont lancéolés et scarieux; le cinquième est réduit à une arête qui se dresse au milieu du sinus dorsal peu profond et arrondi;

— la biologie annuelle;

— les bractéoles grandes et pliées longitudinalement, qui embrassent la fleur comme le feraient les glumes dans un épillet;

— l'architecture de la corolle; lèvre supérieure : 3-lobée, le lobe médian étant émarginé, elle est constituée de 4 pétales; lèvre inférieure : elle est constituée d'un seul pétale, réduit à un petit lobe filiforme; une telle organisation, classique chez les Labiées par exemple, est jusqu'ici inconnue dans le genre *Striga*.

La seule localité connue de *S. glumacea* est un plateau latéritique dont le sol semble fort peu épais, comme l'atteste l'enracinement superficiel et rayonnant observé chez tous les individus; les racines sont confinées dans le centimètre supérieur du sol.

L'échantillon a été récolté au mois d'août, après environ deux mois de saison humide; la plante appartient très probablement au cortège des annuelles plus ou moins fugaces qui colonisent ces milieux pendant la saison pluvieuse; l'humidité est alors retenue en surface par la cuirasse imperméable sous-jacente; le dessèchement rapide de ces biotopes interdit la persistance de telles annuelles en saison sèche.

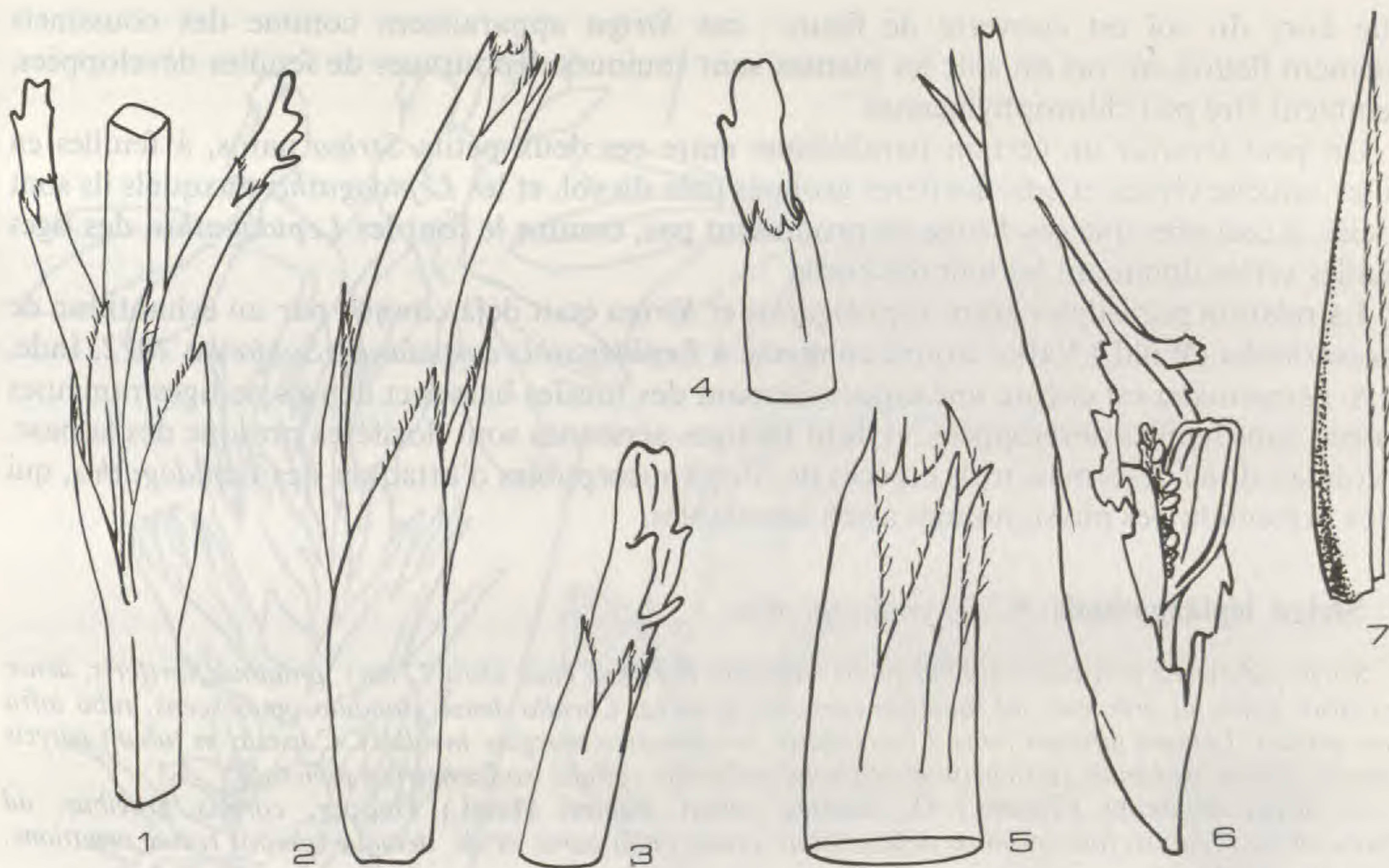


Fig. 1. — **Striga glumacea** : **1**, une paire de fleurs × 5 ; **2**, calice entouré de la bractée et des deux bractéoles × 10 ; **3**, sommet de la fleur, vu par la face antérieure × 10 ; **4**, *id.*, vu par la face postérieure × 10 ; **5**, lobes du calice, vus par la face antérieure × 20 ; **6**, calice contenant une capsule en cours de déhiscence × 10 ; **7**, bractéole × 10. (D'après *Tisserant 3658*, type).

On ne sait rien de ses relations parasitaires, mais il est probable que l'hôte soit également une plante annuelle, croissant rapidement à l'arrivée des pluies.

LES *STRIGA* PARASITES DES *LEPIDAGATHIS*

Les deux espèces décrites ci-après semblent parasiter préférentiellement, et peut-être exclusivement, des *Lepidagathis* (*Acanthaceae*), genre dont la plupart des espèces africaines habitent des sols squelettiques, gravillonnaires ou sableux, sur des plateaux rocheux ou cuirassés. Bon nombre de *Lepidagathis* ont une biologie particulière, liée d'une part à l'alternance saisonnière de sécheresse sévère et d'humidité retenue en surface par un niveau compact sous-jacent, et d'autre part au passage régulier des feux ; leur enracinement est puissant, et leur souche, pérenne et indurée, produit des tiges annuelles ; les inflorescences sont souvent situées au ras du sol : elles forment des épis, des têtes ou même des capitules qui semblent posés sur le substrat aride ; les feuilles végétatives sont alors portées par des tiges beaucoup plus hautes que les inflorescences ; les fleurs peuvent apparaître sur les tiges végétatives, à leur base, ou être portées par des tiges distinctes.

S. lepidagathidis et *S. gastonii* sont des plantes vivaces, à souche épaisse et assez profonde, produisant des tiges annuelles courtes, selon un rythme dépendant des saisons, et dont toute la

partie hors du sol est couverte de fleurs : ces *Striga* apparaissent comme des coussinets densément fleuris, au ras du sol ; les plantes sont toujours dépourvues de feuilles développées, et semblent être peu chlorophylliennes.

On peut trouver un certain parallélisme entre ces deux petits *Striga* nains, à feuilles en écailles, souche vivace et épis florifères groupés près du sol, et les *Lepidagathis* auxquels ils sont associés, à ceci près que ces *Striga* ne produisent pas, comme le font les *Lepidagathis*, des tiges à feuilles vertes dominant les inflorescences.

La relation parasitaire entre *Lepidagathis* et *Striga* était déjà connue par un échantillon de *S. gesnerioides* (Willd.) Vatke trouvé connecté à *Lepidagathis cuspidatus* (*Saldanha 2072*, Inde, K) ; *S. gesnerioides* est encore une espèce formant des touffes basses et denses de tiges rameuses dressées, sans feuilles développées, et dont les tiges aériennes sont florifères presque dès la base. On connaît donc désormais trois espèces de *Striga* susceptibles d'attaquer des *Lepidagathis*, qui toutes présentent des physionomies assez semblables.

Striga lepidagathidis A. Raynal, *sp. nov.*

Stirps pubescens perennis, caulibus pictis, ramosis, brevibus (nec ultra 12 cm), omnibus floriferis, dense fructicosa. Folia, ut bracteae, ad squamas carnosas reducta. Corolla dense glandulosopubescens, tubo infra fauces patulo. Labium inferum lobis 3 lanceolatis, in alabastro margine involutis. Capsula in tubum calycis immersa. Semen ovoideum, testa griseofusca haud pellucida, cellulis isodiametricis punctata.

A Striga bilabiata (Thunb.) O. Kuntze subsp. barteri (Engl.) Hepper, *cormis brevibus, ad inflorescentias reductis, foliis evolutis deficientibus, etiam nulla parte viride, denique seminis testae ornatione, praesertim differt.*

TYPE : *Jacques-Félix 775*, Guinée, environs de Mamou, février 1936 ; au voisinage des *Lepidagathis*, sur les bowé [1] (holo-, P).

S. lepidagathidis forme une touffe dense et basse de tiges rameuses, blanc-jaunâtre ou violettes, couvertes de fleurs violettes, rose vif ou blanches ; toute la plante est très poilue. Feuilles et bractées sont réduites à des écailles charnues, triangulaires, atténuées en pointe, dont les plus longues (bractées) peuvent atteindre 8 mm de longueur. Les inflorescences sortent seules du sol ; elles sont émises par des tiges souterraines, vivaces, contournées, ramifiées, charnues-épaisses (elles atteignent 5-7 mm de diamètre), qui portent des racines adventives et de minuscules feuilles en écailles.

L'aspect de la plante permet de lui attribuer un mode de vie en parasite strict, peut-être même en holoparasite. Elle se situe donc parmi les plus fortement parasites des espèces du genre ; elles pratiquent, au stade adulte, un hémiparasitisme dans lequel l'autotrophie tient un rôle très variable selon les espèces considérées ; cependant, toutes les espèces de *Striga* semblent bien mener une vie holoparasitaire à l'état juvénile, lorsque les jeunes plantes n'ont pas encore produit de tiges aériennes.

Le calice cylindrique, haut de 6 mm, 5-nervé, se termine par 5 dents courtes (elles n'excèdent pas 1,5-2 mm de longueur) qui tendent à se resserrer au cours de la fructification : le calice devient urcéolé. La corolle est grande, comparée à la taille de la plante : la hauteur du tube et la largeur de la lèvre inférieure dépassent 10 mm ; le tube, densément pubescent, parfois

1. Un bowal, des bowé = plateau dénudé où affleure la cuirasse latéritique (en Afrique occidentale).



Fig. 2. — **A**, **Striga gastonii**, inflorescence × 5. (D'après *Audru 1245 bis*, type). — **B**, **Striga lepidagathidis** : **1**, inflorescence × 5 ; **2**, souche × 2 ; **3**, graine × 50. (1, d'après *Jacques-Félix 1421* ; 2 et 3, d'après *Jacques-Félix 775*, type).

presque laineux, s'élargit graduellement au-dessus du coude. Dans le bouton, les trois lobes de la lèvre inférieure sont roulés en gouttière ; ils s'étalent à l'anthèse et atteignent 4-5 × 2 mm. La capsule est plus courte que le tube du calice ; elle mesure 2,3-2,9 mm de longueur ; lors de la déhiscence, ses 2 valves restent dressées et enfermées dans le calice.

Les graines ovoïdes mesurent environ 0,4 mm de longueur ; leur ornementation les singularise parmi les espèces actuellement connues dans le genre : le testa, opaque, gris-noirâtre, est ponctué de petites cellules isodiamétriques, alors que chez les autres espèces il est brun translucide, orné de cellules longues et étroites.

Par sa biologie vivace, son calice, la forme de sa corolle, sa pubescence, *S. lepidagathidis* est indiscutablement proche de *S. bilabiata*. Il s'en distingue immédiatement par :

— son port ;
— l'absence de feuilles vertes développées ;
— son parasitisme poussé ;
— sa relation aux *Lepidagathis* ;
— l'ornementation de ses graines

L'espèce est endémique du massif de basses montagnes gréseuses centré sur la Guinée ; elle fleurit en saison sèche, en même temps que les *Lepidagathis*, sur les plateaux rocheux souvent cuirassés, dénudés et surchauffés.

ÉCHANTILLONS ÉTUDIÉS : SÉNÉGAL : *Adam 15877* (P), Niokolo-Koba, Badi-Fourou, 1.11.1958, tiges et inflorescences violettes, fleurs blanches ; *Adam 17922* (P), Niokolo-Koba, Hassirik, 23.3.1961, fleurs violet vif, sur *Lepidagathis capituliformis* ; *Fotius K 745* (P, ALF), Kanéméré, 26.11.1965, fleurs roses, tiges blanc-jaunâtre, sur *Lepidagathis* cf. *sericea*. — GUINÉE-BISSAU : *Alves-Pereira 2984* (K), Boé-Madina, 3.2.1962 ; *Espirito-Santo 3199* (K), Contabane-Guilege, 9.6.1953. — GUINÉE : *Chevalier 440* (P), Komaya, 18.2.1899, sur plateau ferrugineux ; *Jacques-Félix 775* (P), Mamou, février 1936, au voisinage des *Lepidagathis*, sur les bowé (type) ; *Jacques-Félix 1421* (P), Dinguiraye, décembre 1936, fleurs roses, au voisinage de Graminées ou plus souvent de *Lepidagathis pobeguinii* ; *Maclaud s.n.* (P), limite de la Guinée Portugaise, 3.9.1877 ; *Pobéguin 69* (P), Bambaya-Timbo, décembre 1899, fleurs rose vif, plateaux arides ; *Pobéguin 1019* (P), Kouroussa, janvier 1904, fleurs roses, épis à ras de terre ; *Pobéguin 2033* (P), Touba-Kandé, janvier 1909, plante basse des plateaux rocheux (latérite), fleurs rose groseille ; *Roberty 16608* (K), s. loc., 19.1.1955.

Striga gastonii A. Raynal, *sp. nov.* [1]

Stirps perennis omnino glabra, caulibus brevibus (5 cm) ramosis, omnibus floriferis, dense fructicosa. Folia, ut bracteae, ad squamas carnosas reducta. Calycis tubus hyalinus 5-crassinervatus. Corollae labium inferum, lobis 3 lanceolatis apice cuneatis, 4 mm longis. Capsula, quam tubus brevior, in valvas binas divaricatas dehiscens ; id est causa calycis in partes 5 discedendi.

A Striga aequinoctiale A. Chev. ex Hutch. & Dalz., *cormis ad spicas breves floriferas reductis, foliis evolutis infra inflorescentias deseuntibus, denique, fructu maturo, calyce inter nerva discisso, praesertim differt.*

TYPE : *Audru 1245 bis*, Tchad, Danamadji, 16.9.1964 ; fleurs violettes ; hauteur : 5 cm ; sol : 1 cm de colluvion, 5 cm d'eau, sur la cuirasse (holo-, P ; iso-, ALF).

S. gastonii est une petite plante haute de 5 cm dont les inflorescences seules sortent du sol, et forment une touffe ; elles sont produites par une tige souterraine pérenne, rameuse, portant des feuilles réduites à des écailles minuscules. La tige florifère, annuelle, obscurément carrée, porte des écailles opposées, longues de 2-3 mm, lancéolées, séparées par des entrenœuds courts.

La réduction des parties aériennes, et particulièrement l'absence de feuilles développées, permet de supposer que le parasitisme de *S. gastonii* est proche d'un holoparasitisme.

La hauteur totale du calice dépasse 4 mm ; ses 5 lobes, inégaux, sont presque aussi longs

1. Espèce dédiée à André GASTON, Agrostologue à l'IEMVT, auteur d'une thèse de doctorat sur la végétation du Tchad méridional. Avec J. AUDRU, il est à l'origine du seul progrès floristique important survenu dans cette région depuis les œuvres des pionniers.

que le tube. La corolle, violette, porte quelques poils à la gorge, à la base de la lèvre supérieure, et quelques rares glandes sur le tube : ce sont les seuls éléments de trichome observés sur la plante.

S. gastonii partage avec *S. aequinoctialis* un bon nombre de caractères, dont on peut citer : la biologie vivace; l'absence de poils sur les tiges, feuilles et bractées; le calice à 5 bandes longitudinales hyalines séparant 5 nervures épaisses; le tube de la corolle cylindrique, coudé aux 2/3 ou aux 3/4 de sa longueur, à peine élargi à son sommet; les lobes de la lèvre inférieure aigus au sommet, atténués vers leur base, écartés les uns des autres à l'anthèse.

S. gastonii se distingue aisément par :

— son port nain;

— la réduction de ses organes végétatifs;

— son calice plus grand que celui de *S. aequinoctialis*, et éclaté en 5 segments rayonnants autour de la capsule mûre.

D'autre part, la seule récolte connue de *S. gastonii* vient d'une région éloignée de plus de 2000 km de celle dont *S. aequinoctialis* est endémique.

La plante a été récoltée sur un plateau cuirassé temporairement recouvert d'une faible épaisseur d'eau, probablement due à de fortes pluies; elle fleurit en saison humide.

Un individu a été collecté avec son hôte, auquel il était connecté : il s'agit de *Lepidagathis collina*.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, nº 3 : 229-237.

Cola lizae N. Hallé (*Sterculiaceae*), nouvelle espèce du Moyen Ogooué (Gabon)

N. HALLÉ

Résumé : Une nouvelle espèce de *Cola* à très grandes feuilles a été découverte par une équipe de biologistes de la station de La Lopé. Répandue dans les abords forestiers des savanes du Moyen Ogooué, elle est abondante mais localisée et très consommée par les primates, pour ses fleurs et ses fruits.

Summary : A new species of *Cola* with giant leaves has been discovered by several biologists near the La Lopé research station. This species, rather localized, grows in forests near the Middle Ogooué savanna; primates eat seeds and flowers.

Nicolas Hallé, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

La Station d'Études des Gorilles et Chimpanzés de La Lopé, dans le Moyen Ogooué, a permis la découverte d'une nouvelle espèce du genre *Cola*, remarquable tant par sa taille et son abondance, que par son comportement grégaire dans les forêts qui ont été prospectées. Plusieurs biologistes sont à l'origine de cette découverte : Caroline TUTIN [1], Liz WILLIAMSON [2] qui nous a procuré au Muséum le matériel d'étude et à laquelle nous dédions cette espèce, et Mike H. HARRISON [3]. A ces personnes il convient d'ajouter Annette HLADIK, notre collègue du Muséum au Laboratoire d'Écologie de Brunoy qui a assuré la bonne coordination pour le regroupement de toutes les données.

La forêt concernée est à environ 35 km à l'Ouest de Booué, dans la réserve nationale de La Lopé, à 7-8 km au Sud de la gare de La Lopé du chemin de fer Transgabonais, et de l'Ogooué qu'il longe près des rapides de Dounakélé sur la rive gauche abrupte qui réunit aussi la route nationale. La zone d'études, dans le bassin de la rivière Lopé, est en bordure SE d'une savane, la limite étant suivie approximativement par le sous-affluent Koumbiane (Fig. 1).

1. Co-Directeur de la Station, S.E.G.C., La Lopé, B.P. 74-Booué, Gabon.
2. Department of Psychology, University of Stirling, FK94LA, Scotland, GB.
3. Department of Zoology, University of Edinburgh, EH93JT, Scotland, GB.

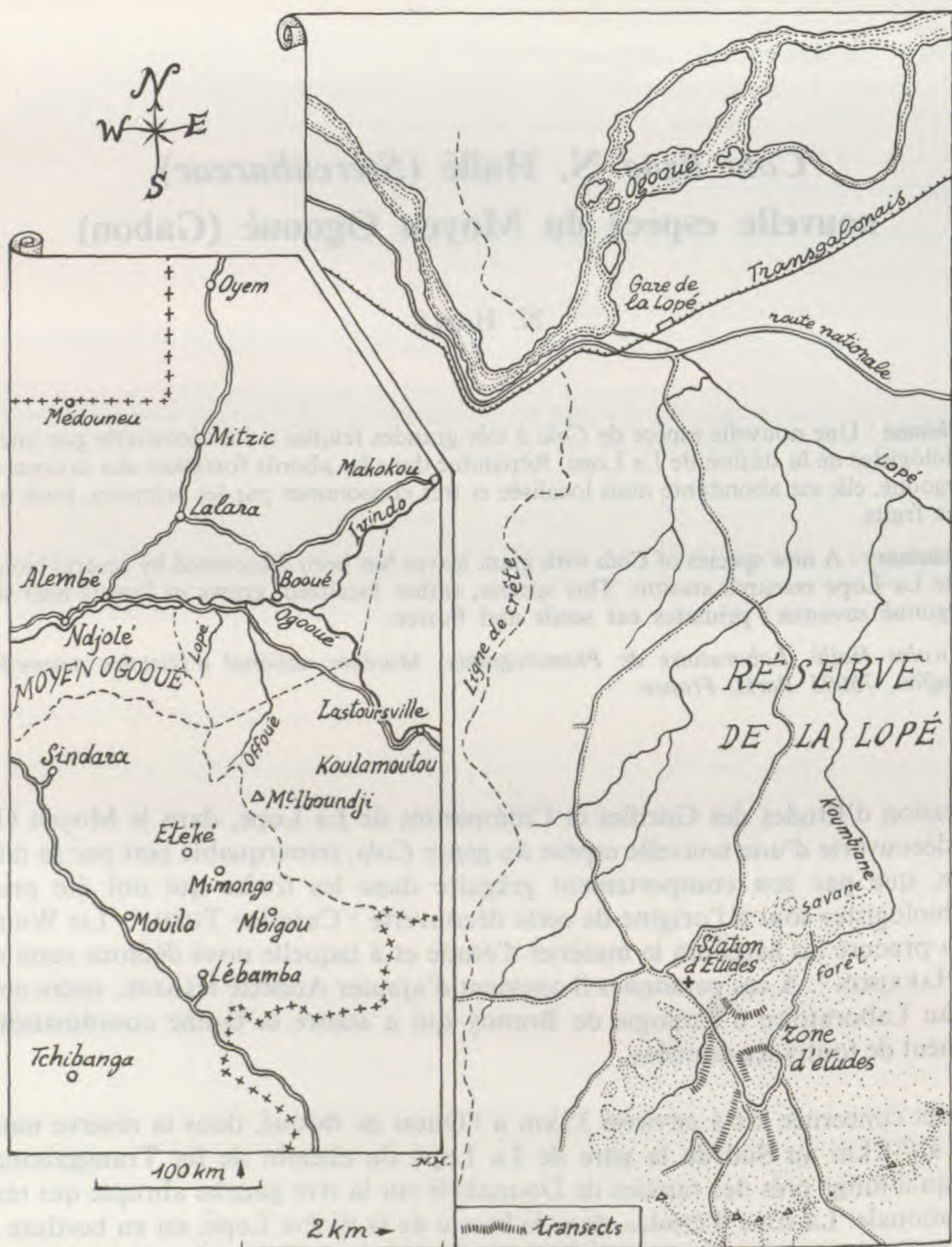


Fig. 1. — *A gauche*, carte de la partie centrale du Gabon; *à droite*, situation de la Station d'Études et détail de ses abords forestiers du SSE.

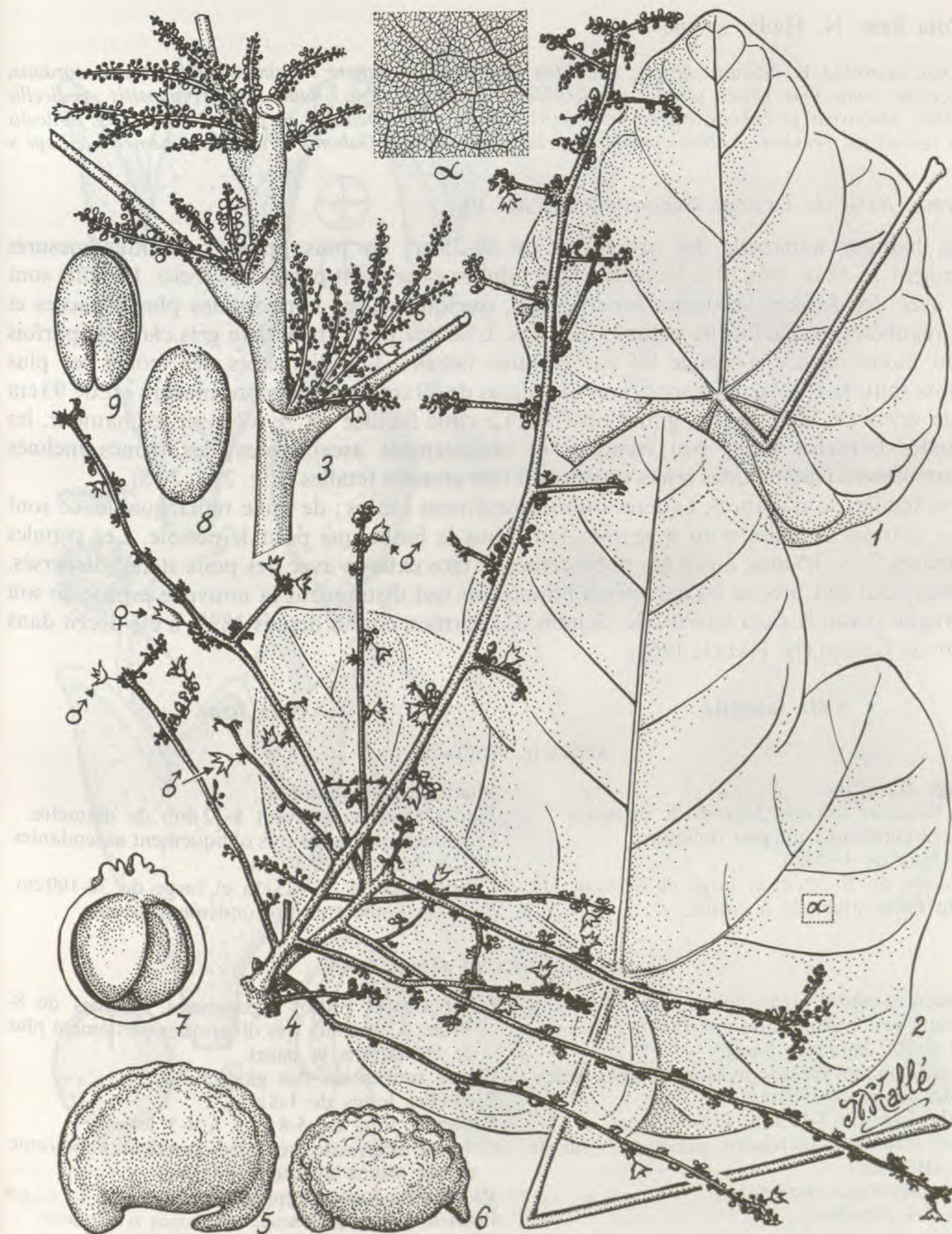


Fig. 2. — **Cola lizae** N. Hallé : **1**, feuille, limbe de 33 cm ; **2**, feuille, limbe de 71 cm ; **3**, début de la floraison sur inflorescence en début de développement ; **4**, inflorescence à plein développement, envergure 30 cm ; **5**, follicule mûr de 9 × 7,5 cm ; **6**, autre follicule ; **7**, *id.* en coupe transversale ; **8**, graine, 3,5 × 2 cm ; **9**, cotylédons de graine mûre. (*SEGC 33*).

Cola lizae N. Hallé, *sp. nov.*

Colae lateritiae K. Schum. *affinis, sed foliis majoribus, in genere maximis, valde et alte cordatis, inflorescentiis majoribus ramis ultimis glomeruliferis et plurifloribus, haud laxe compositis, pedicellis brevioribus, alabastris globulosis, calyce 4-5-lobatis, ovariis 4-5-carpellatis, carpellis 7-8 ovulatis, folliculis paulum verrucosis, breviter et obtuse acuminatis. In medio ditionis Gabonis circum fluminem « La Lopé » incolit.*

TYPUS : *SEGC 33*, La Lopé, Gabon (holo-, P; iso-, P).

La hauteur habituelle des arbres est de 20-25 m; les plus grands individus mesurés atteignaient 35-38 m. Dès 12 m les arbres sont adultes et peuvent porter des fruits. Les fûts sont droits avec des fissures verticales superficielles, quelques stries horizontales plus espacées et moins régulières, et parfois de petits bourrelets. L'écorce peut apparaître gris clair ou parfois plus ou moins tachée d'orange vif par certains lichens. Les diamètres des troncs les plus fréquents sont de 10-15 cm, ils sont rares au-dessus de 30 cm mais le record mesuré est de 93 cm pour un arbre de 38 m, le plus grand observé. La cime feuillée est ± allongée en hauteur, les principales branches étant peu étendues et obliquement ascendantes; les troncs inclinés accidentellement émettent des rejets verticaux à très grandes feuilles (Fig. 2, *1, 2*; 5).

Les feuilles sont glabres, entières ou médiocrement lobées; de taille remarquable, ce sont les plus grandes connues pour le genre : tant pour le limbe que pour le pétiole. Les stipules sont petites, 7 × 3,5 mm, à marges pubescentes, à face externe avec des poils stellés dispersés. Le tableau qui suit précise les caractères importants qui distinguent la nouvelle espèce de son plus proche voisin le *Cola lateritia* K. Schum. Ce dernier, connu depuis 1899, a été décrit dans la Flore du Gabon (N. HALLÉ, 1961).

Cola lateritia	**Cola lizae**
APPAREIL VÉGÉTATIF	
Mucilage abondant.	Mucilage très abondant.
Jeunes rameaux souvent 3-8 mm de diamètre.	Jeunes rameaux souvent 8-12 mm de diamètre.
Cicatrices stipulaires un peu obliques.	Cicatrices stipulaires très obliquement ascendantes.
Pétiole long de 4-25 cm.	Pétiole long de 20-80 cm.
Limbe long de 10-30 cm et large de 8-28 cm.	Limbe long de 35-125 cm et large de 30-100 cm.
Base du limbe arrondie à cordée.	Base du limbe très profondément cordée.
INFLORESCENCE ET FLEUR	
Inflorescences plutôt grêles, longues de 3-15 cm, à rameaux peu écartés entre eux (angle bien inférieur à 90° depuis la base).	Inflorescences plutôt vigoureuses, longues de 8-30 cm, à rameaux très divariqués (nettement plus de 90° depuis la base).
Fleurs échelonnées sur des divisions ultimes grêles.	Fleurs serrées sur des glomérules.
Pédicelles longs de 3-15 mm.	Pédicelles longs de 1-3 mm.
Périanthe long de 7-15 mm, à 5-7 lobes.	Périanthe long de 5-8 mm, à 4-5 lobes.
Colonne staminale nettement pubescente sur le tiers inférieur.	Colonne staminale très médiocrement pubescente et sur moins du quart inférieur.
7-10 doubles loges staminales.	10 doubles loges staminales.
Pistil à 3-4 carpelles.	Pistil à 4-5 carpelles.
4-6 ovules par carpelle.	7-8 ovules par carpelle.
Fruits à follicules plutôt lisses et nettement rostrés.	Follicules plutôt bosselés verruqueux, à acumen court et peu atténué.

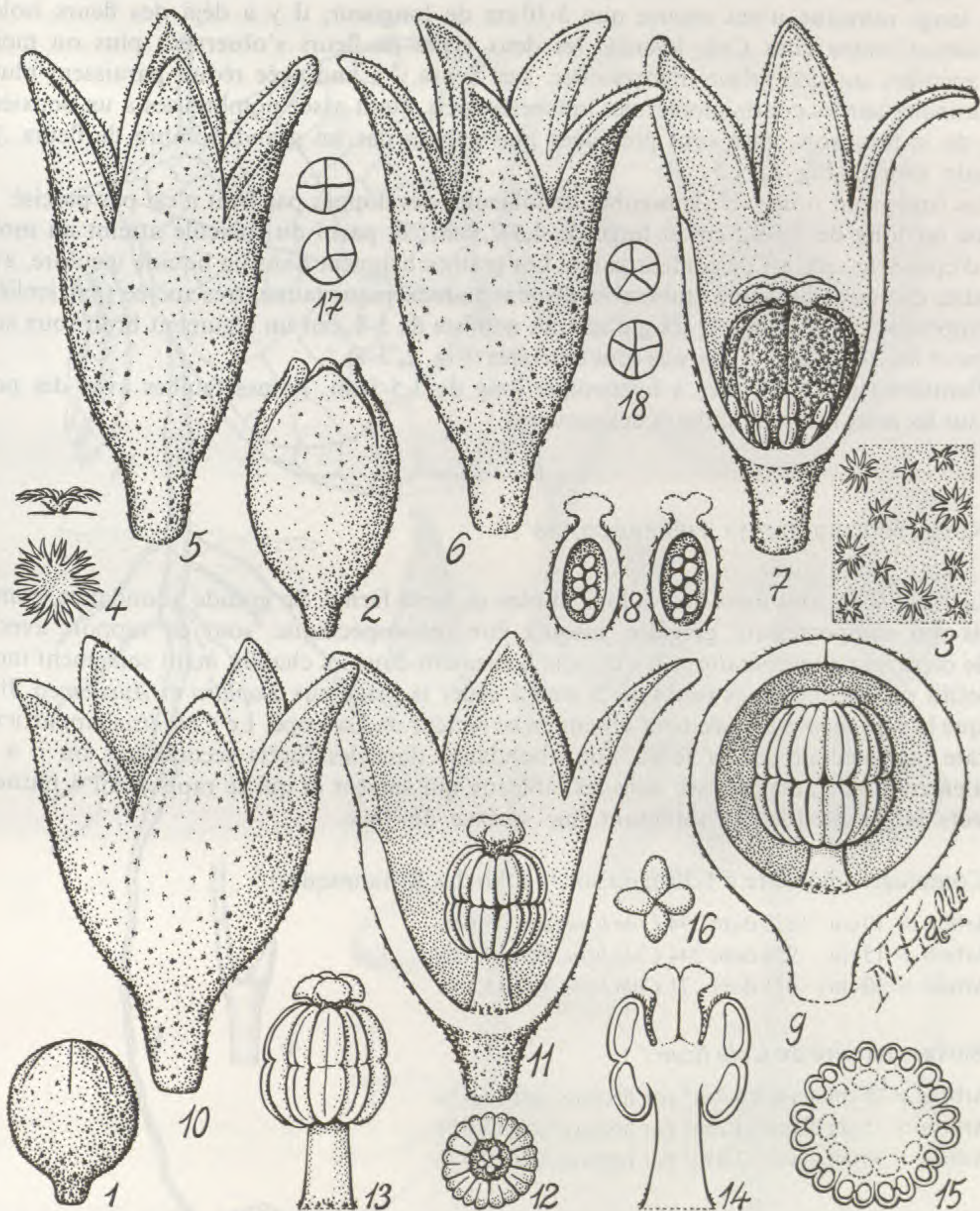


Fig. 3. — **Cola lizae** N. Hallé : **1**, **2**, boutons, diam. 2,8 et 3,5 mm ; **3**, **4**, poils du périanthe, diam. 0,1 mm ; **5**, **6**, fleurs ♀ tétramère et pentamère, hautes de 6-9 mm ; **7**, coupe de fleur ♀ ; **8**, coupes de carpelles larges de 1 mm ; **9**, coupe de bouton ♂, diam. 3 mm ; **10**, **11**, fleur ♂ pentamère et sa coupe ; **12**, **13**, couronne staminale, diam. 1,6 mm ; **14**, **15**, coupes de couronnes staminales ; **16**, stigmate de pistil avorté tétramère ; **17**, **18**, divisions variables du périanthe 4-5-mère. (*SEGC 33*, holotype).

L'allongement des inflorescences est progressif chez *Cola lizae* : à un stade précoce où les futurs longs rameaux n'ont encore que 5-10 cm de longueur, il y a déjà des fleurs isolées épanouies. Comme chez *Cola lateritia* les deux types de fleurs s'observent plus ou moins simultanément sur une même inflorescence. Les fleurs ♀ à androcée réduit paraissent plutôt subterminales sur les courts glomérules inflorescentiels, étant assez nombreuses à un deuxième temps de la floraison ; elles sont précédées puis suivies par un grand nombre de fleurs ♂ à pistillode avorté (Fig. 2, *3-5* ; 3).

Les fruits sont rouge vif ; le nombre de follicules développés par fruit n'est pas précisé. Le follicule est long de 5,5-9,5 cm et large de 4,5-7,5 cm ; la paroi du follicule atteint au moins 4 mm d'épaisseur, elle est de couleur jaune. Les graines baignent dans un liquide incolore, avec une petite épaisseur de pulpe vraisemblablement endocarpique jaune, très sucrée (particulièrement appréciée par les singes) ; les graines, au nombre de 5-8, ont un tégument brun roux sous la pulpe et les 2 cotylédons charnus sont écarlates (Fig. 2, *5-9*).

Plantules (Fig. 4) épigées à hypocotyle long de 1,5-5 cm. Jeunes feuilles avec des poils épars sur les deux faces du limbe et des nervures.

Notes écologiques et phénologiques

Le *Cola lizae* croît dans des vallons abrités en terre ferme. Sa grande abondance, comme parfois son comportement grégaire, jusqu'à être monospécifique, sont en rapport avec sa grande capacité de régénération. Il s'installe facilement dans les chablis, étant seulement moins compétitif sur les anciennes pistes où il tend à céder la place aux *Lophira* et *Aucoumea*. Il est noté que le *Musanga* est totalement absent en ce secteur de La Lopé. Le *Cola lizae* appartient à la strate intermédiaire de la forêt. Son abondance dans les forêts secondaires où il a été spécialement étudié, est précisée dans les tableaux qui suivent et qui se rapportent à plusieurs transects larges de 10 m et totalisant une surface de 4 ha.

Comptages (diamètre à 1,30 m du sol = Dbh des Britanniques) :

Arbres ⩾ 10 cm : 1538 dont 394 *Cola lizae*, soit 25,6 %
Arbres > 15 cm : 994 dont 244 *Cola lizae*, soit 24,5 %
Arbres > 30 cm : 471 dont 71 *Cola lizae*, soit 15,1 %

Surface terrière du *Cola lizae* :

Arbres ⩾ 10 cm diam. : 4,7 m² par hectare, soit 14,5 %
Arbres > 15 cm diam. : 4,2 m² par hectare, soit 13,6 %
Arbres > 30 cm diam. : 2,6 m² par hectare, soit 10,0 %

Un autre relevé effectué dans une partie de la forêt située plus au Nord, et pour une parcelle de 2 ha, n'a donné que 2 *Cola lizae* de 35 et 45 cm de diamètre (surface terrière 1890 cm², soit 3 % du total = 750.270 cm²).

De même, les plus vieux arbres, hauts de 32 et 38 m, pour un diamètre de 73 et 93 cm, ont été observés isolément à 2 km de la Station, à proximité de la lisière de la savane.

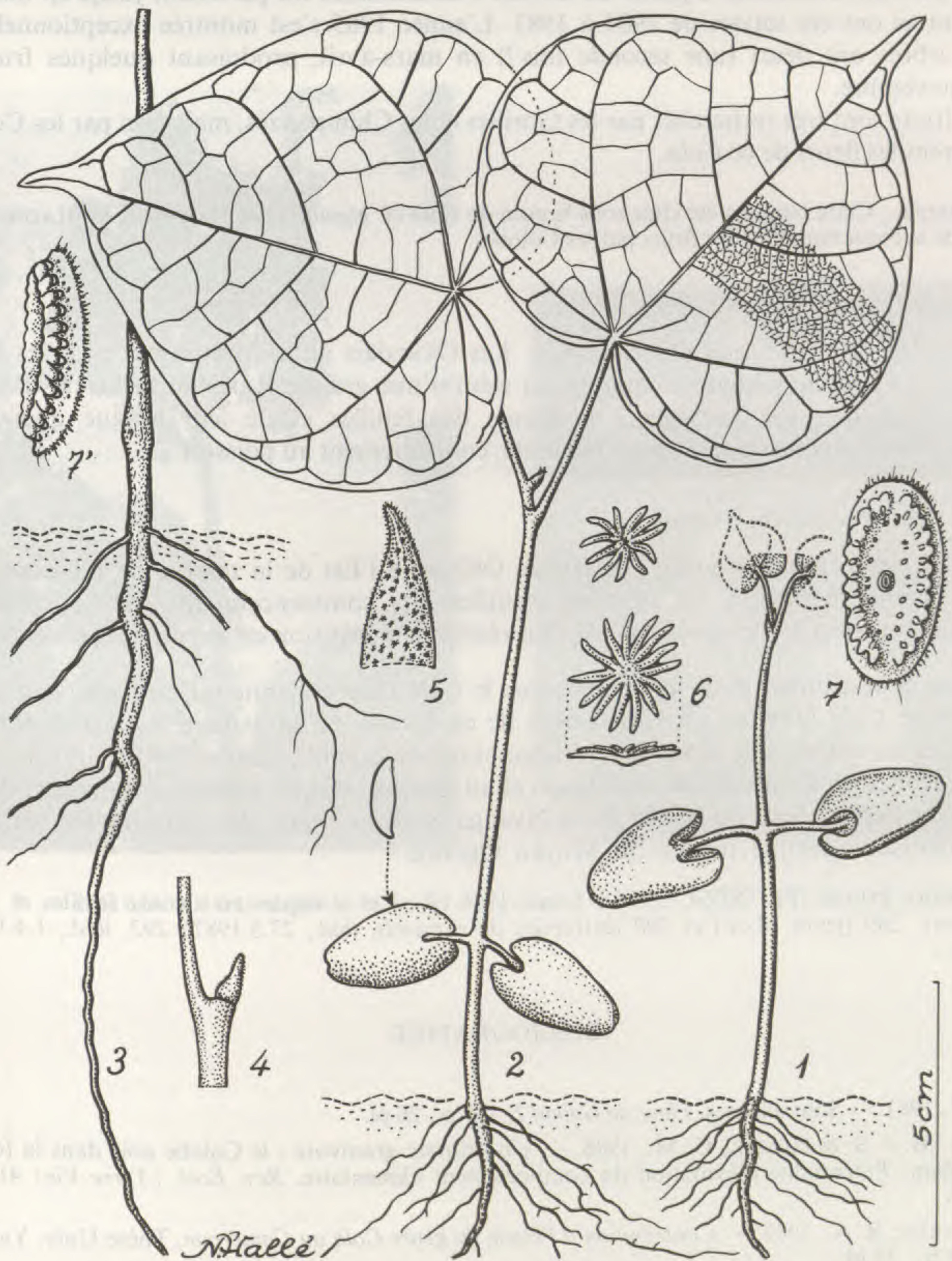


Fig. 4. — **Cola lizae** N. Hallé : **1**, **2**, jeunes plantules ; **3**, racine pivotante de plantule plus âgée ; **4**, stipule longue de 6 mm sur jeune plant ; **5**, stipule de 7 mm sur rejet de tronc couché ; **6**, poils de stipules, diam. 0,2-0,25 mm ; **7**, **7'**, cochenille longue de 2,3 mm (parasite sur face inférieure de jeune feuille à la base des nervures palmées). (1-3, *SEGC 292* ; 4, *SEGC 289* ; 5, 6, *SEGC 290*).

La floraison, suivie entre 1983 et 1986, se situe en octobre et novembre (les fleurs sont rouges) ; les fruits mûrissent à partir de février, s'échelonnant ou persistant jusqu'en mai. Les fructifications ont été suivies de 1984 à 1987. L'année 1985 s'est montrée exceptionnelle car certains arbres ont fleuri (une seconde fois ?) en mars-avril, produisant quelques fruits en octobre-novembre.

Les fruits sont très recherchés par les Gorilles et les Chimpanzés, mais non par les Colobes qui préfèrent les fleurs de ce *Cola*.

REMARQUE : Cette espèce a été citée sous le nom de *Cola* cf. *gigantea* par HARRISON & HLADIK (1986) à propos de la consommation des fleurs par les Colobes.

DONNÉES LOCALES

Cet arbre est mal connu des Gabonais. Les Okandais ne le connaissent pas ; les Sakais l'appellent « Poukoupoukoué » : ce nom est celui d'une grande Raie (un Sélacien marin qui remonte l'Ogooué), par analogie à la forme des feuilles et de leur longue queue. Pas d'alimentation humaine signalée pour la plante, contrairement au poisson.

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

L'arbre serait répandu jusqu'à la rivière Offoué, à l'Est de la réserve de La Lopé ; vers l'Ouest, venant de Ndjolé, les premiers peuplements commenceraient avec les premières savanes, soit environ 30 km après Alembé. En réalité la répartition est encore mal connue.

On ne peut affirmer pour le moment que le *Cola lizae* cohabite ou non avec son proche congénaire le *Cola lateritia*. La variété-type de ce dernier est abondante au Cameroun d'où proviennent les syntypes de SCHUMANN (isolectotype de Bipindi, *Zenker 1705*, P !). Elle a aussi été bien récoltée en Centrafrique, au Congo et au Gabon ; elle est connue notamment du Cap Estérias, du Fernan Vaz, du bassin de la Nyanga et de la région de Lastoursville mais nous n'en connaissons aucune récolte du Moyen Ogooué.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ (P) : *SEGC 33*, La Lopé, 1986 (fl. ♂ et ♀ reçues en alcool ; feuilles et photos diapositives) ; *289* (jeune plant) et *290* (extrémité de rameau), *ibid.*, 27.3.1987 ; *292*, *ibid.*, 1.4.1987 (2 plantules).

BIBLIOGRAPHIE

HALLÉ, N., 1961. — Sterculiacées. *Flore du Gabon* 2, 150 p., 26 pl.

HARRISON, M. J. S. & HLADIK, C. M., 1986. — Un primate granivore : le Colobe noir dans la forêt du Gabon ; Potentialité d'évolution du comportement alimentaire. *Rev. Écol. (Terre Vie)* 41 : 281-298.

NKONGMENECK, B. A., 1982. — *Contribution à l'étude du genre Cola au Cameroun*. Thèse Univ. Yaoundé, 198 p., 33 pl.

SCHUMANN, K., 1899. — Diagnosen neuer afrikanischer Pflanzen-arten, 5. Sterculiaceae. *Notizbl. Königl. Bot. Gart. Berlin* 17 (2) : 307.

SCHUMANN, K., 1900. — Sterculiaceae africanae. *In* ENGLER, *Monographieen, afrikanischer Pflanzen-Familien und — gattungen*, Leipzig, 140 p., 16 pl.

Fig. 5. — **Cola lizae** N. Hallé : à gauche, cime d'arbre adulte ; à droite, base de tronc du même (Photos SEGC).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, n° 3 : 239-248.

Affinities of the Madagascan endemic *Geosiris*, *Iridaceae* or *Geosiridaceae*

P. GOLDBLATT, P. RUDALL, V. I. CHEADLE, L. J. DORR & C. A. WILLIAMS

Summary : The monotypic Madagascan endemic *Geosiris* is a lilioid monocot, unusual in being an achlorophyllous saprophyte. Its affinities are uncertain but it has been placed in *Burmanniaceae* or *Iridaceae* or treated as a separate family *Geosiridaceae*. Anatomical investigation has shown that *Geosiris* has styloid crystals in the rhizome and flowering stem, and vessels of an unspecialized type that have scalariform perforation plates in the roots and possibly in the flowering stems. The presence of styloid crystals in conjunction with three stamens and an inferior ovary suggest that *Geosiris* belongs in *Iridaceae* and may be closely related to the Afro-Madagascan *Aristea*. Perianth and pollen morphology are consistent with this treatment. Similarly, the presence of the flavonoid quercetin in *Geosiris* supports its placement in *Iridaceae* in which this compound is a frequent chemical constituent, and in *Nivenioideae* where flavonols are the predominant phenolics. Embryological data (RÜBSAMEN, pers. comm.) including successive microsporogenesis and helobial endosperm formation may or may not be consistent with *Iridaceae* in which only simultaneous miscroporogenesis and nuclear endosperm formation have been reported but only in a limited number of relatively specialized genera.

Résumé : Le genre monotypique *Geosiris*, endémique de Madagascar, est une Monocotylédone lilioïde et, fait inhabituel dans ce groupe, un saprophyte sans chlorophylle. Ses affinités sont incertaines, mais il a été placé dans les *Burmanniaceae* ou les *Iridaceae*, ou encore considéré comme une famille distincte. Une étude anatomique a montré que *Geosiris* possède des cristaux styloïdes dans le rhizome et la tige florifère, et des vaisseaux d'un type non spécialisé avec des cloisons à perforations scalariformes dans les racines et probablement aussi dans les tiges florifères. La présence de cristaux styloïdes, conjointement avec trois étamines et un ovaire infère, suggère que *Geosiris* appartient aux *Iridaceae* et peut être proche du genre Afro-malgache *Aristea*. La morphologie du périanthe et du pollen est compatible avec ce point de vue. De même, la présence chez *Geosiris* du flavonoïde quercétine plaide en faveur de son classement parmi les *Iridaceae*, dans lesquelles ce produit est un constituant chimique fréquent, et dans les *Nivenioideae* chez lesquelles les flavonols sont les composés phénoliques prédominants. Des données embryologiques (RÜBSAMEN, comm. pers.) montrant la succession de la microsporogenèse et la formation de l'albumen hélobial peuvent ou non être compatibles avec les *Iridaceae* chez lesquelles seules la simultanéité de la microsporogenèse et la formation de l'albumen nucléaire ont été signalées, mais uniquement dans un petit nombre de genres relativement spécialisés.

Peter Goldblatt, Missouri Botanical Garden, P.O. Box 299, St. Louis, Missouri 63166-0299, USA.
Paula Rudall, Jodrell Laboratory, Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey 2W9 3DS, England.
Vernon I. Cheadle, Department of Biological Sciences, University of California, Santa Barbara, California 93106, USA.
Laurence J. Dorr, Department of Botany, University of Texas, Austin, Texas 78713-7640, USA.
Christine A. Williams, Phytochemical Unit, Department of Botany, The University, Reading, England.

INTRODUCTION

Geosiris is a monotypic genus endemic to mesic areas of the subtropical Indian Ocean island of Madagascar and the nearby Ile Ste. Marie. The sole species, *G. aphylla*, is a small achlorophyllous saprophyte, which has scale-like leaves, swollen corm-like rhizomes, and small blue flowers aggregated at the apices of the flowering stem and branches. When first described by BAILLON in 1894 it was assigned to *Iridaceae* (BAILLON, 1894, 1895 : 152), which it resembles in having three stamens (those of the inner whorl being absent) and an inferior, trilocular ovary with axile, dendroid placentation.

Shortly afterwards, ENGLER (1897 : 96), in a supplement to *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, placed *Geosiris* in *Burmanniaceae*. However, JONKER (1938), who monographed the family, excluded *Geosiris* from *Burmanniaceae* on the grounds that it differed in the aestivation of the tepals. *Geosiris* has imbricate outer and contorted inner tepals, while *Burmanniaceae* have valvate outer and induplicate inner tepals. The presence of only three stamens does not necessarily exclude *Geosiris* from *Burmanniaceae* but the condition accords better with *Iridaceae*. *Burmanniaceae* (not including *Thismiaceae*) have only three stamens which belong to the inner whorl while the three stamens in *Iridaceae* belong to the outer. The unusual so called "dendroid" placentas, actually widely 2-armed (RÜBSAMEN, pers. comm.), accord well with *Burmanniaceae*, but not with *Iridaceae*. In general aspect *Geosiris* resembles *Burmanniaceae* in its saprophytic achlorophyllous habit, while the style and short stigmatic lobes appear to correspond as well with *Burmanniaceae* as *Iridaceae*. The fruit of *Geosiris* has a persistent perianth and style, also found in *Thismiaceae*, a family sometimes included in *Burmanniaceae*, but in *Thismiaceae* the ovary is unilocular with parietal placentas. Tepal aestivation in *Geosiris* corresponds with *Iridaceae*, as does the development of the outermost floral bracts into spathe-like structures enclosing the inflorescence. Both these features suggest an affinity with *Iridaceae* as originally argued by BAILLON.

JONKER (1939) also pointed out that *Geosiris* differs from *Iridaceae* in its dendroid placentas with numerous ovules, and thick scaly rhizome. JONKER emphasized that the capsule of *Geosiris* is crowned by the basal part of the perianth tube, and he described the perianth as circumscissile. These differences as well as the totally different aspect of the plant led JONKER to conclude that *Geosiris* would be treated as a separate family *Geosiridaceae*, close to *Iridaceae* but nonetheless meriting separation.

Modern systematic opinion has varied only a little. *Geosiris* was included by PERRIER (1946) in *Iridaceae* in his treatment in *Flore de Madagascar et des Comores*. DAHLGREN et al. (1985) recognized *Geosiridaceae* but considered it to be allied to *Iridaceae*, where it is placed as a subfamily by THORNE (1983) and TAKHTAJAN (1980). GOLDBLATT et al. (1984) concluded that *Geosiris* should be excluded from *Iridaceae* because it lacked the distinctive styloid crystals that are characteristic of, and diagnostic for, the family. One of us (DORR) has collected ample herbarium and spirit material of *Geosiris*. As a result we have been able to investigate the flavonoids, to check more thoroughly for the presence of styloids, and to examine the xylem for the presence of vessels and their perforation plate structure. The embryology is also being studied by RÜBSAMEN et al. and some of their preliminary observations are considered.

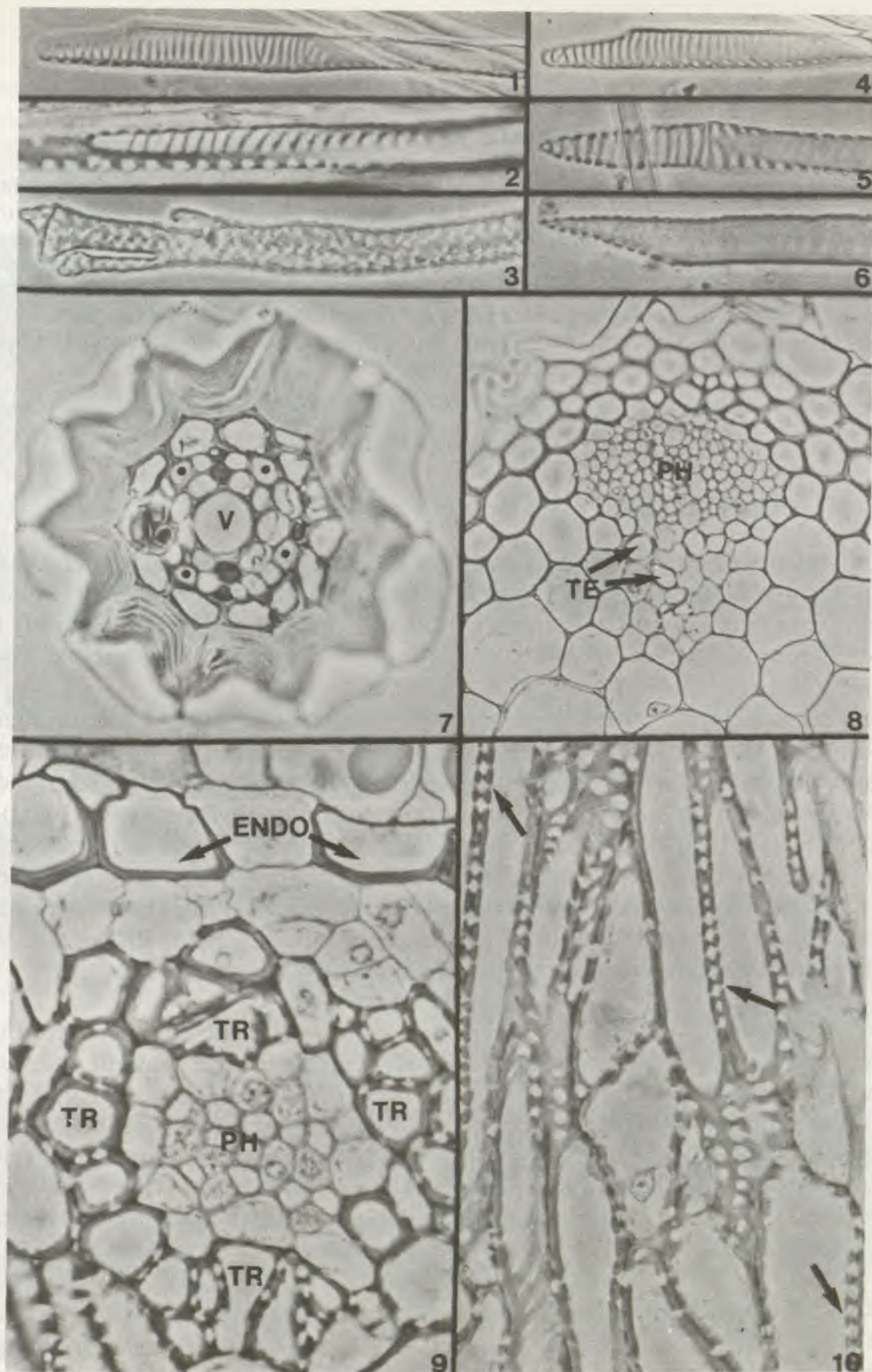


Fig. 1. — Anatomy of **Geosiris aphylla** (ENDO, endodermis; PH, phloem; TE, tracheary element; TR, tracheid; V, central vessel) : **1-6**, parts of separated tracheary elements, probably vessel members except the tracheid in 3; 1 and 4 from the lower flowering stem, probable scalariform perforation plate at two focal levels; 2 and 5 probable perforation plates in two vessel members from the upper part of the flowering stem; 6 profile view of probable scalariform plate in root; **7**, x-section of the stele of a root with central vessel and dots indicating early metaxylem, the thick-walled endodermis not in clear focus; **8**, part of x-section of the upper flowering stem, with phloem, tracheary elements and endodermis indicated; **9**, x-section of rhizome, amphivasal bundle with numerous bordered pits in tracheids; **10**, longi-section of bundle with arrows indicating bordered pit pairs in tracheids. (1, 3, 4, 8 × 445; 2, 5-7, 9, 10 × 715.)

MATERIALS AND METHODS

FAA-fixed samples were gathered in the field from two populations of *Geosiris*. Samples were examined at a) Missouri Botanical Garden, b) Royal Botanic Gardens, Kew, and c) University of California, Santa Barbara. At (a) samples were cleared in household bleach, mounted in glycerin, and viewed between polarizing filters to detect the presence and type of crystals. At (b) samples were sectioned and stained in safranin and alcian blue, dehydrated through an alcohol series and mounted in Euparal. At (c) the samples of all parts except flowers were macerated in acetic acid and hydrogen peroxide, stained in toluidine blue and mounted in glycerin diluted with water. Other samples were embedded in Spurr's resin and sectioned at about 2 µm and stained in toluidine blue.

OBSERVATIONS

ANATOMICAL OBSERVATIONS

Slender styloids of the type characteristic of the *Iridaceae* (GOLDBLATT et al., 1984) are present in the aerial, flowering stems and are common in the rhizomes. Styloids were previously reported to be absent in *Geosiris* by GOLDBLATT et al. who examined only the scale-like leaves. *Burmanniaceae* lack oxalate crystals but some species of the related *Thismiaceae* have raphides (DAHLGREN et al., 1985; RÜBSAMEN, 1986).

Geosiris has vessels in the roots (Fig. 1, *6*) and possibly also in the flowering stem (Fig. 1, *1, 2, 4, 5*). The perforation plates are unspecialized (CHEADLE, 1953) with numerous scalariform perforations. Similar vessels occur in *Iridaceae* in the roots of *Aristea*, the shrubby Cape genera *Nivenia*, *Klattia*, and *Witsenia*, and the Australasian *Patersonia* (CHEADLE, 1963; RUDALL, unpubl. obs.), which comprise *Nivenioideae*. Vessels are absent in the shoot system of *Iridaceae* except *Sisyrinchium* and specialized vessels with predominantly simple perforations are found in subfamilies *Iridoideae* and *Ixioideae*. *Burmanniaceae* have vessels with scalariform perforations in both the root and shoot system (DAHLGREN et al., 1985; RÜBSAMEN, 1986). The results of the anatomical investigation are presented in detail below.

ROOT : *Epidermis* thin-walled. *Cortex* narrow, composed of up to 4 layers of thin-walled cells. *Endodermis* a very conspicuous layer of cells with inner and most of the radial walls heavily thickened, U-or V-shaped in x-section (Fig. 1, *7*). *Pericycle* comprising small cells. *Vascular tissue* continuous with peripheral vasculature of central cylinder of rhizome, comprising several alternating strands of xylem and phloem surrounding central thick-walled tissue. *Vessels* present, the perforation plates scalariform (Fig. 1, *7*) with the longest having over 40 bars, the shortest 10; largest vessel diam. 12 µm, smallest 7 µm, longest vessel member 705 µm. *Crystals* absent.

RHIZOME : *Epidermis* thin-walled, lacking stomata. *Periderm* absent. *Cortex* parenchymatous, wide (Fig. 2, *11, 12*), often as wide as central vascular cylinder, cells oriented in radial files internally, disorganized to the outside. *Cortical vascular tissue* consisting of traces leading directly from the central cylinder to scale leaves and axillary buds. *Central vascular cylinder* with an endodermal layer of parenchymatous cells becoming thickened on inner and radial walls in older tissue and continuous with endodermis of roots, vascular tissue immediately

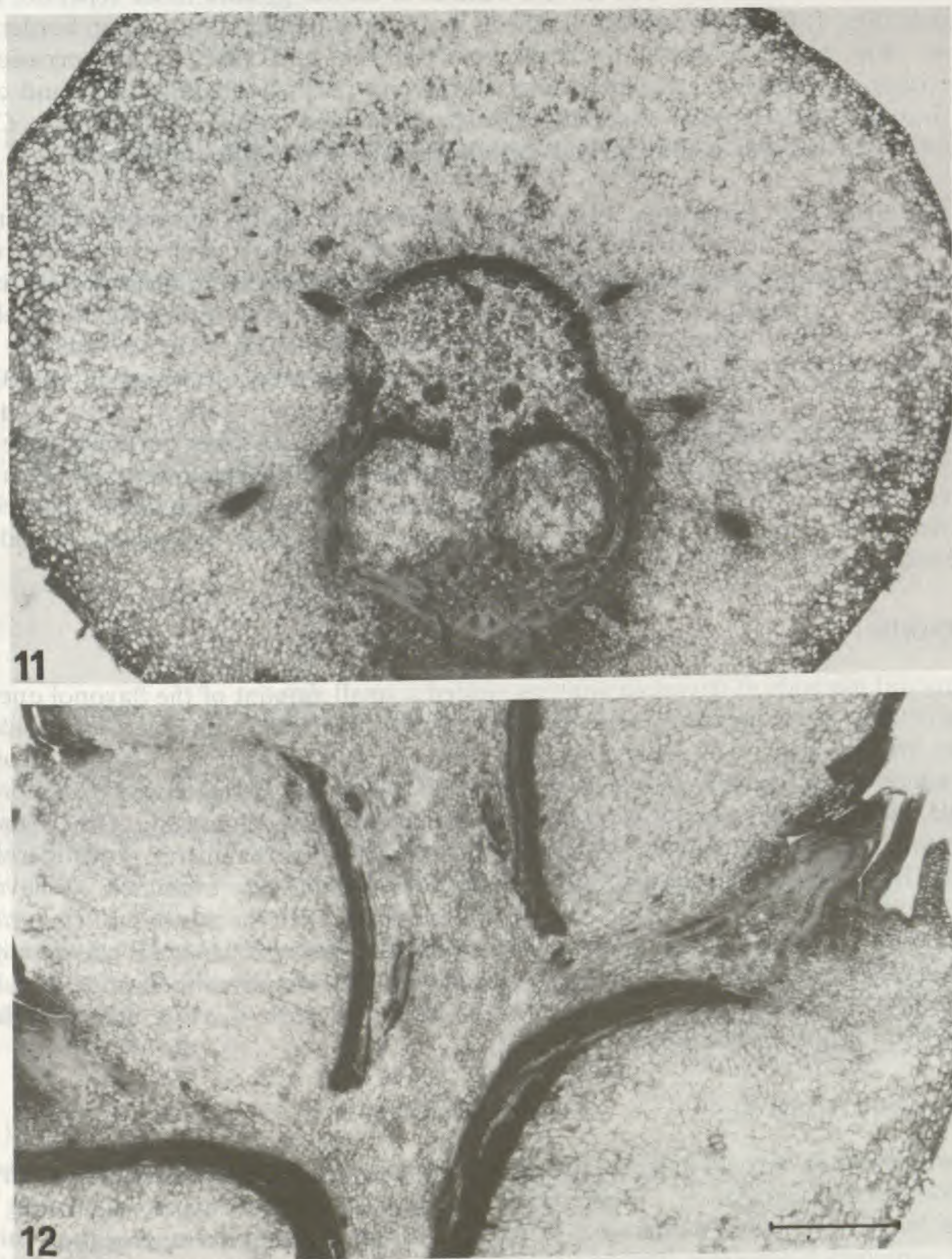


Fig. 2. — Rhizome anatomy of **Geosiris aphylla**, showing the wide cortex and central vascular cylinder with traces leading to the buds : **11**, x-section ; **12**, longi-section, scale line = 1 mm.

within endodermis (Fig. 1, *9*), comprising a cylinder of coalesced bundles with occasional gaps where traces lead to buds and scale leaves; bundles in central ground tissue separate, usually amphivasal (Fig. 1, *9*). *Vessels* absent, tracheids to 14 μm diam., to 656 μm long, bordered pits numerous (Fig. 1, *10*), branched tracheids common (Fig. 1, *3*). *Tannin* cells occasional in ground tissue, especially in epidermis, outer cortex and cells surrounding roots and cortical traces. *Starch* granules present, especially in inner cortex and central ground tissue. *Crystals* present in cortex and pith as short styloids with pointed or square ends, infrequent.

FLOWERING STEM : Circular in cross section. *Epidermis* of slightly thickened walls, stomata infrequent. *Cortex* of up to 10 layers of parenchymatous cells with small intercellular spaces, the outermost layer of cells often with thickened walls. *Sclerenchyma cylinder* present at inner limit of cortex, comprising several to 10 layers (Fig. 1, *8*) of thick-walled lignified cells, the walls thinnest in layer adjacent to the pith. *Pith* parenchymatous. *Vascular bundles* within sclerenchyma cylinder only (absent from cortex and central pith), occurring in 1-2(-3) rings (1 in Fig. 1, *8*), the largest bundles innermost. *Vessels* possibly present, with scalariform perforation plates or scalariform pitting on long end walls in both lower part with scale leaves (Fig. 1, *1, 4*) and in upper part (Fig. 1, *2, 5*). " *Vessel members* " in the lower part up to 16 μm diam., up to 1,476 μm long; in upper part (inflorescence axis) up to 14 μm diam., up to 997 μm long. *Tannin* cells present in cortex and pith. *Crystals* occasionally present as styloids with pointed ends in cells surrounding the sclerenchyma cylinder.

FLAVONOIDS

Standard methods of flavonoid analysis yielded a small amount of the flavonol quercetin, as a diglycoside, in the flowering stem and inflorescence of *Geosiris*. Flavone C-glycosides and flavonols are the most frequent flavonoids in *Iridaceae* (WILLIAMS et al., 1986) and flavovols are the major constituents in *Nivenioideae*. Species of *Aristea* are characterized by the presence of simple quercetin and kaempferol glycosides and the quinone, plumbagin. Other genera of *Nivenioideae* have more complex glycosides of quercetin, isorhamnetin, kaempferol, and myricetin. In *Gymnosiphon cymosus*, only member of *Burmanniaceae* examined, no flavonoids were detected. Thus the flavonoid data are clearly consistent with the position of *Geosiris* close to *Aristea* in *Nivenioideae*. The colored pigment in the blue flowers of *Geosiris* was identified as a delphinidin 3-monoside (probably the 3-glucoside). This simple anthocyanin in a family where complex glycosylation is the rule is also consistent with *Geosiris* being a relatively unspecialized member of *Iridaceae*.

MORPHOLOGICAL NOTES

Observations in the field make it possible to add new details to the description of *Geosiris*. The inflorescence ranges from a single terminal unit consisting of a pair of flowers in an apparent binate rhipidium (WEIMARCK, 1939), to a congested head-like aggregation in which the basic structure is not clear. The flowers are actinomorphic and fugacious. Plants collected in the morning have open flowers but a population found in the afternoon had wilted flowers. The flowers have a strong sweet odor. Unlike the published figures (DAHLGREN et al., 1985) the tepals are not cupped but spread horizontally at right angles to the short tube (Fig. 3). The

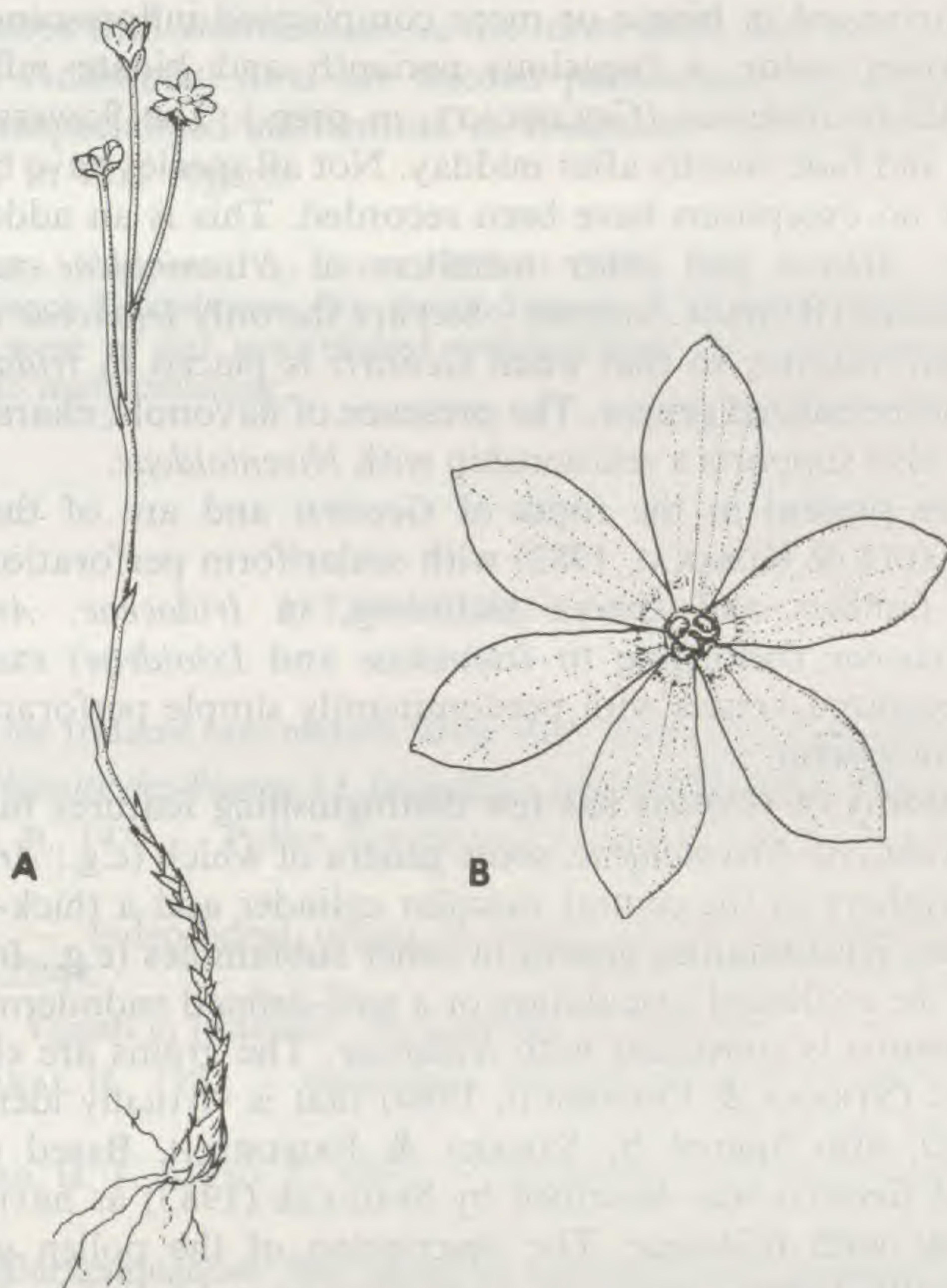


Fig. 3. — Morphology of **Geosiris aphylla** : **A**, whole plant × 0.5; **B**, flowers from above × 4.

perianth color is pale blue-purple, darker at the margins fading to nearly white at the base of the tepals, while the throat is yellow. The tepals are similarly colored on the reverse but have a conspicuous purple midvein, and are sometimes apiculate. The stems are whitish or flushed reddish to purple.

DISCUSSION

The discovery of styloids in *Geosiris* links the genus with *Iridaceae* in which styloids occur in all genera except *Sisyrinchium* (GOLDBLATT et al., 1984) and some of its close allies. The presence of styloids in conjunction with the inferior ovary and three stamens (belonging to the outer whorl of the androecium), makes it seem unreasonable to exclude *Geosiris* any longer from *Iridaceae*. And once its position is accepted here, it is difficult to avoid the conclusion made by BAILLON almost 100 years ago, that *Geosiris* is probably related to the Afro-Madagascan *Aristea* (ca. 50 spp.). *Aristea* has fugacious blue to blue-purple flowers with a

short perianth tube, arranged in binate or more complicated inflorescence units (WEIMARCK, 1939, 1940). Blue flower color, a fugacious perianth and binate inflorescence units are probably derived states in *Iridaceae* (GOLDBLATT, in prep.). The flowers of *Aristea* typically open in the mornings and fade shortly after midday. Not all species have been examined in this connection but so far no exceptions have been recorded. This is an added feature shared by *Aristea* and *Geosiris*. *Aristea* and other members of *Nivenioideae* and *Isophysis* of the monotypic *Isophysidoideae* (RUDALL, unpubl. obs.) are the only *Iridaceae* recorded with vessels having scalariform perforations, so that when *Geosiris* is placed in *Iridaceae*, it is consistent with these relatively unspecialized genera. The presence of flavonols, characteristic constituents of *Aristea*, in *Geosiris* also supports a relationship with *Nivenioideae*.

Xylem vessels are present in the roots of *Geosiris* and are of the unspecialized type (CHEADLE, 1953; CHEADLE & KOSAKAI, 1982) with scalariform perforation plates as described for many monocot families and genera including, in *Iridaceae, Aristea, Nivenia,* and *Patersonia*. Other *Iridaceae* (belonging to *Iridoideae* and *Ixioideae*) examined by CHEADLE (1963) have more specialized vessels with predominantly simple perforations. Most *Iridaceae* lack vessels in the shoot system.

The rhizome anatomy of *Geosiris* has few distinguishing features but is not inconsistent with its inclusion in *Iridaceae-Nivenioideae*, some genera of which (e.g., *Aristea*) have coalesced vasculature at the periphery of the central vascular cylinder and a thick-walled endodermoid layer in older rhizomes. Rhizomatous genera in other subfamilies (e.g., *Iris, Dietes-Iridoideae*) frequently lack either the coalesced vasculature or a well-defined endodermis (RUDALL, 1984).

The pollen of *Geosiris* is consistent with *Iridaceae*. The grains are ellipsoid, sulcate, and have a reticulate exine (STRAKA & FRIEDRICH, 1984) that is virtually identical with that in at least *Aristea kitchingii*, also figured by STRAKA & FRIEDRICH. Based on light microscope observations pollen of *Geosiris* was described by SCHULZE (1983) as having a reticulate exine and as such consistent with *Iridaceae*. The description of the pollen grains of *Geosiris* as sulcoidate (ERDTMAN, 1952) seems inaccurate as the figures published by STRAKA & FRIEDRICH and by SCHULZE show a typical sulcate grain. *Burmanniaceae* are reported to have sulcate or 1-2-porate pollen grains and psilate exine (CHAKRAPANI & RAJ, 1971; ZAVADA, 1983) but a few *Thismiaceae* (*Burmanniaceae-Thismieae*) have a type of reticulate exine (RÜBSAMEN, 1986 : 105).

The embryology of *Geosiris*, until now unknown, is currently being studied by T. RÜBSAMEN and colleagues. Their preliminary observations (RÜBSAMEN, pers. comm.) indicate that *Geosiris* has successive microsporogenesis and helobial endosperm formation, two features that have not been reported in *Iridaceae* but are characteristic of *Burmanniaceae*. However, a parietal cell is produced which is characteristic of *Iridaceae* and not of *Burmanniaceae* although a parietal cell is also produced in the closely allied *Corsiaceae* (RÜBSAMEN, 1986 : 167). The apparent discordance with *Iridaceae* may not be significant for few *Iridaceae* are known embryologically. Nuclear endosperm formation is recorded for *Iris, Belamcanda*, and *Sisyrinchium* (*Iridoideae*) and a few specialized genera of *Ixioideae* including *Crocus* and *Romulea*. Simultaneous microsporogenesis, regarded as characteristic of *Iridaceae* has actually been reported in few genera, none belonging to *Nivenioideae*.

The relationships of *Geosiridaceae* remain uncertain but we conclude that the weight of evidence at hand warrants the inclusion of *Geosiris* in *Iridaceae* subfamily *Nivenioideae*. The

similarities that it shares with *Burmanniaceae* are most likely due to convergence for a similar life form and habit. Additional data are needed particularly concerning the nature of the embryology of the unspecialized subfamilies of *Iridaceae*, *Nivenioideae* and *Isophysidoideae*, which are unknown in this regard.

ACKNOWLEDGEMENTS : Supported by Grant DEB 81-19292, BSR 83-17152, and BSR 85-05710 from the U. S. National Science Foundation. We thank Traudel RÜBSAMEN, Ruht-Universität Bochum for allowing us to quote some of her unpublished embryological data on *Geosiris* and for her helpful comments with regard to *Burmanniaceae*.

LITERATURE CITED

BAILLON, H., 1894. — Une Iridacée sans matière verte. *Bull. Mens. Soc. Linn. Paris* 2 (146) : 1149-1150.

BAILLON, H., 1895. — *Histoire des Plantes* 13. Iridacées : 118-164. Hachette, Paris.

CHAKRAPANI, P. & RAJ, B., 1971. — Pollen morphological studies in the Burmanniaceae. *Grana* 11 : 164-179.

CHEADLE, V. I., 1953. — Independent origin of vessels in the monocotyledons and dicotyledons. *Phytomorph.* 3 : 23-44.

CHEADLE, V. I., 1963. — Vessels in Iridaceae. *Phytomorph.* 13 : 245-248.

CHEADLE, V. J. & KOSAKAI, H., 1982. — Occurrence and specialization of vessels in Xyridales. *Nordic J. Bot.* 2 : 97-109.

DAHLGREN, R., CLIFFORD, H. T. & YEO, P., 1985. — *The families of the Monocotyledons*. Springer-Verlag, Heidelberg.

ENGLER, A., 1897. — Burmanniaceae. ?6a. Geosiris. *In* ENGLER & PRANTL (editors), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, Nachtrag und Register zu Teil 2-4 [1] : 96. Engelmann, Leipzig.

ERDTMAN, G., 1952. — *Pollen Morphology and Plant taxonomy. Angiosperms.* Almqvist and Wiksell, Stockholm.

GOLDBLATT, P., HENRICH, J. E. & RUDALL, P., 1984. — Occurrence of crystals in Iridaceae and allied families and their phylogenetic significance. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71 : 1013-1020.

JONKER, F. P., 1938. — A monograph of Burmanniaceae. *Meded. Bot. Mus. Herb. Rijks Univ. Utrecht* 51 : 1-279.

JONKER, F. P., 1939. — Les Géosiridacées, une nouvelle famille de Madagascar. *Recueil Trav. Bot. Néerl.* 36 : 473-479.

PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1946. — Iridacées. *In* HUMBERT (editor), *Flore de Madagascar et des Comores* 45 : 1-41. Imprimerie Officielle, Tananarive.

RÜBSAMEN, T., 1986. — Morphologische, embryologische und systematische Untersuchungen an Burmanniaceae und Corsiaceae (Mit Ausblick auf die Orchidaceae-Apostasioideae). *Diss. Bot.* 92 : 1-310.

RUDALL, P., 1984. — Taxonomic and evolutionary implications of rhizome structure and secondary thickening in Iridaceae. *Bot. Gaz.* 145 : 524-534.

SCHULZE, W., 1971. — Beiträge zur Pollenmorphologie der Iridaceae und ihre Bedeutung für die Taxonomie. *Feddes Rep.* 82 : 101-124.

SCHULZE, W., 1983. — Beiträge zur Taxonomie der Liliifloren. XIII. Hewardiaceae und Geosiridaceae. *Wiss. Z. Friedrich-Schiller-Univ. Jena, Math.-Naturwiss. R.* 32 : 981-984.

STRAKA, H. & FRIEDRICH, B., 1984. — Palynologia Madagassica et Mascarenica. Gymnospermae und Monocotyledones. *Trop. & Subtrop. Pflanzenwelt* 49 : 1-89.

TAKHTAJAN, A., 1980. — Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev.* 46 : 225-359.

THORNE, R., 1983. — Proposed new realignments in the angiosperms. *Nordic J. Bot.* 3 : 85-117.

WEIMARCK, H., 1939. — Types of inflorescences in Aristea and some allied genera. *Bot. Not.* : 616-626.

WEIMARCK, H., 1940. — Monograph of the genus Aristea. *Lunds Univ. Arssk N. F. Avd.* 2 (36) : 1-140.

WILLIAMS, C. A., HARBONE, J. B. & GOLDBLATT, P., 1986. — Correlations between phenolic patterns and tribal classification in the family Iridaceae. *Phytochem.* 25 : 2135-2154.

ZAVADA, M. S., 1983. — Comparative morphology of monocot pollen and evolutionary trends of apertures and wall structures. *Bot. Rev.* 49 : 331-379.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, n° 3 : 249-254.

Contribution à l'étude des *Orchidaceae* de Madagascar et des Mascareignes. XXII.

J. Bosser

Résumé : La section *Hadrangis* Schltr. du genre *Angraecum* Bory est endémique des îles Mascareignes. Une nouvelle synonymie est proposée et une nouvelle espèce décrite.

Summary : *Angraecum* sect. *Hadrangis* Schltr. is endemic to the Mascarenes islands. A new synonymy is proposed and a new species described.

Jean Bosser, O.R.S.T.O.M., Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

La section *Hadrangis* du genre *Angraecum* fut décrite par Schlechter en 1918 pour 8 espèces des Mascareignes et de Madagascar. *A. striatum* Thouars en est clairement désigné comme le type. Pour 2 de ces espèces, *A. fournierianum* Kränzl. et *A. robustum* (Schltr.) Schltr., Schlechter fit le genre *Sobennikoffia* (Feddes Repert., Beih. 33 : 361, 1925). *A. crassum* Thouars et *A. palmiforme* Thouars ont été reconnus depuis comme appartenant à la sect. *Angraecum* et *A. cucullatum* Thouars à la sect. *Perrierangraecum*.

Garay (Kew Bull. 28 : 503, 1974) y plaçait aussi *A. coriaceum* (Sw.) Schltr., espèce malgache insuffisamment connue. Swartz, dans sa description (*in* Schrader, Journ. Bot. 2 : 234, 1799), décrit très sommairement la plante : « *foliis caulinis ovatis, acuminatis, subcoriaceis, lineatis ; spicis paniculatis* ». La fleur représentée fig. 4, e-f, rappelle un peu par sa forme la fleur de *A. bracteosum*, mais cette espèce, comme d'ailleurs les autres espèces de la section, a des grappes simples. En fait, il est impossible de savoir ce qu'est réellement *A. coriaceum*, et son rattachement à la sect. *Hadrangis* est douteux.

Macroplectrum distichophyllum A. Richard ex Finet fut décrit sur un échantillon de l'Herbier *Richard* (P), sans localité ni collecteur. Comparé au type de *A. striatum* Thouars, il ne fait aucun doute qu'il s'agit de la même espèce. La fleur est absolument identique. La plante est simplement plus robuste car plus âgée. Des échantillons correspondant bien à l'échantillon de l'Herbier *Richard* ont été récoltés depuis à La Réunion.

Il apparaît actuellement que *Angraecum* sect. *Hadrangis* est formé de 3 espèces : *A. striatum*, *A. bracteosum*, *A. cadetii sp. nov.*, toutes des Mascareignes. La section est donc endémique de ces îles.

On peut se demander, comme Schlechter et Garay l'ont fait auparavant, si cette section

peut être élevée au rang de genre. FINET avait décrit le genre *Monixus* sur plusieurs espèces, dont *A. striatum*. Ce genre, basé seulement sur des caractères du pollinaire et qui groupe des espèces de 2 genres (*Angraecum* et *Oeoniella*) sans qu'un type soit vraiment désigné, n'a pas, à juste titre été retenu et est mis en synonymie avec *Angraecum*.

Ayant eu à notre disposition un matériel plus abondant, nous avons pu analyser les caractères des plantes de cette section. Étant donné les variations qui existent dans le pollinaire chez les *Angraecum*, ainsi que dans le développement de l'éperon, il ne nous paraît pas possible de faire de la sect. *Hadrangis* un genre à part, bien que le labelle sacciforme donne à la fleur une allure particulière.

ANGRAECUM sect. **HADRANGIS** Schltr.

Beih. Bot. Centralbl. 36 (2) : 158 (1918).
— *Angraecum* sect. *Thouarsiangraecum* SCHLTR., Feddes Repert., Beih. 33 : 310, 352 (1925), *nom. superfl.*, basé sur *Angraecum striatum* THOUARS.
— *Monixus* FINET, Bull. Soc. Bot. Fr. 54, Mém. 9 : 15 (1907), *pro parte*.

Fleurs de moyenne grandeur, à périanthe charnu; labelle sacciforme; grappes simples; stipe du pollinaire en une seule pièce.

TYPE : *Angraecum striatum* Thouars.

Angraecum striatum Thouars. — Fig. 1.

Hist Pl. Orch. îles Austr. Afr., tab. 72 (1822).
— *Aerobion striatum* (THOUARS) SPRENG., Syst. 3 : 717 (1826).
— *Saccolabium striatum* (THOUARS) LINDL., Gen. et Sp. Orch. : 224 (1833).
— *Angorchis striata* (THOUARS) O. Kuntze, Rev. Gen. 2 : 652 (1891).
— *Gastrochilus strictus* O. KUNTZE, *l.c.* : 661 (1891).
— *Monixus striatus* (THOUARS) FINET, Bull. Soc. Bot. Fr. 54, Mém. 9 : 18 (1907).
— *Macroplectrum distichophyllum* A. RICH. ex FINET, Bull. Soc. Bot. Fr. 54, Mém. 9 : 23 (1907); type : *Herb. Richard* (holo-, P !), *syn. nov.*
— *Angraecum distichophyllum* (A. RICH. ex FINET) SCHLTR., Beih. Bot. Centrabl. 36 (2) : 175 (1918).

TYPE : *Thouars s.n.*, isle Bourbon (holo-, P !).

Épiphyte à fleurs blanches, de 1-1,5 cm. Grappes dressées, plus courtes que les feuilles ou pouvant les égaler, à pédoncules aussi long ou plus long que la grappe; bractées plus courtes que l'ovaire.

Espèce de la forêt de moyenne altitude (1000-1500 m). Encore relativement commune localement dans certaines forêts ; endémique de La Réunion, à protéger.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — LA RÉUNION : *Bernardi 15125*, s. loc. (P) ; *Bosser 20465*, montée de la Plaine des Affouches, 3.2.1971 (P) ; *20584*, Ilet de Patience, 13.2.1971 (P) ; *20671*, Plaine d'Affouches, 3.2.1971 (P) ; *20693*, forêt de Bébour, 20.2.1971 (P) ; *22357*, Bébour, 3.3.1978 (P) ; *Cadet 1619*, la Grande Montagne (1300 m), piste de la Plaine des Affouches, 10.9.1968 (P, REU) ; *2856*, la Grande Montagne, 13.11.1970 (REU) ; *3034*, environs des cratères Ramon, massif de la Fournaise (1800 m), 15.2.1971 (REU) ; *4072*, forêt à *Acacia heterophylla*, Bébour (1500 m), 1.2.1973 (REU) ; *Friedmann 2585*, Piton de la Grande





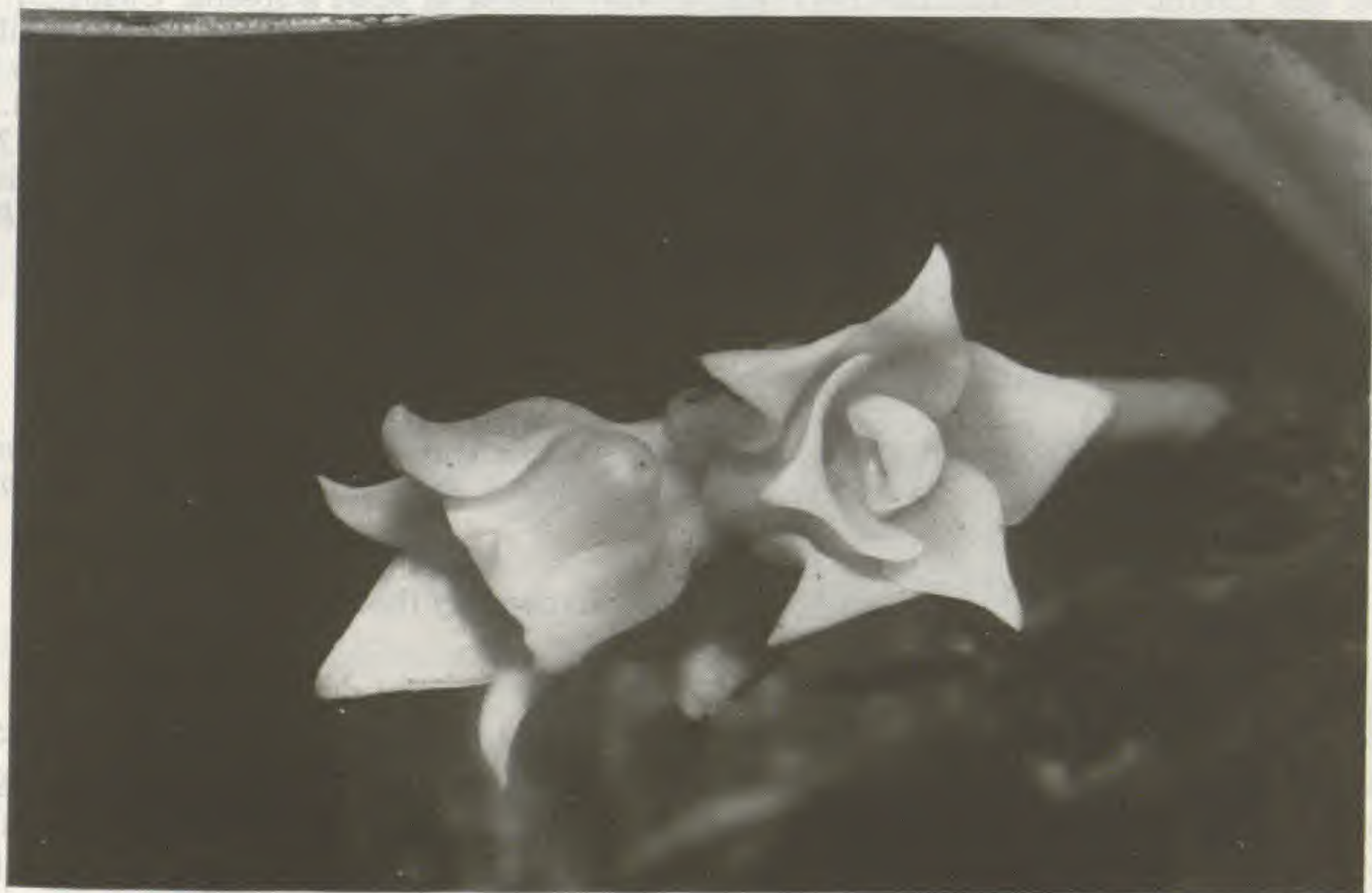


Fig. 1. — **Angraecum striatum**, en haut, à gauche. — **Angraecum bracteosum**, en haut, à droite. — **Angraecum cadetii**, en bas. (Clichés J. Bosser).

Montée, Plaine des Cafres, 21.2.1975 (P); *Gaudichaud s.n.*, juillet 1837 (P); *Richard 646*, s. loc. (P); *s.n.* et s. loc. (P), type de *Macroplectrum distichophyllum* Finet; *Thouars s.n.* et s. loc. (P), type de *Angraecum striatum*.

Angraecum bracteosum Balf. f. & S. Moore. — Fig. 1.

Journ. Bot., n. s., 5 : 293 (1876).
— *Saccolabium squamatum* Frappier ex Cordemoy, Flore Réunion : 195 (1895); type *Cordemoy s.n.*, La Réunion (holo-, MARS!).
— *Listrostachys bracteosa* (Balf. f. & S. Moore) Rolfe, Orchid. Rev. 10 : 296 (1902).

Type : *Balfour s.n.*, isle Bourbon (holo-, K!).

Épiphyte, à fleurs blanches de 2-2,5 cm; grappes dressées, unilatérales, plus courtes que les feuilles, à pédoncule court; fleurs très densément groupées, à bractéoles grandes, plus longues que l'ovaire.

Comme la précédente, c'est une plante de la forêt de moyenne altitude (1000-1500 m), encore assez commune localement. Endémique de La Réunion, à protéger.

Matériel étudié. — La Réunion : *Balfour s.n.* (K), type de l'espèce; *Boivin 1057*, s. loc. (P); *Bosser 11397*, Hauts de Moka, juin 1957 (P); *20046*, St Philippe, 14.3.1970 (P); *20585*, Ilet de Patience, 19.2.1971 (P); *20596, 20597*, Plaine d'Affouches, fév. 1971 (P); *20782*, Hauts de Bérive, fév. 1971 (P); *21656* et *22456*, Morne des Patates à Durand, 18.3.1974 et 5.4.1978 (P); *21811*, Basse Vallée, 3.4.1974 (P); *Cadet 375*, forêt vers 1200 m, Le Tévelave, 18.1.1963 (REU); *428*, forêt de la Mare à Joseph, Cilaos, 27.1.1966 (MAU, REU); *3035*, forêt hygrophile, Basse Vallée, 15.2.1971 (REU); *3105*, forêt hygrophile vers 1000 m, Basse Vallée, fév. 1971 (REU); *3575*, forêt de Mare Longue, St Philippe, vers 550 m, 16.3.1972 (REU); *4041*, forêt hygrophile, au-dessous du Piton des Cabris, Plaine des Palmistes (1300 m), 18.1.1973 (REU); *4170*, berge de la rivière du Bras Piton, Plaine des Palmistes (1000 m), 26.2.1973 (REU); *4215 bis*, forêt hygrophile, hauts du Bois de Nèfles-St Denis (1000 m), 30.3.1973 (REU); *Delteil s.n.* (P); *Friedmann 3116*, Tacamaca, 22.3.1977 (P); *Potier s.n.*, réservoir de la Plaine des Cafres, 25.3.1872 (P); *A. Richard 408*, s. loc. (P); *L. C. & A. Richard s.n.*, s. loc. (P).

Angraecum cadetii Bosser, *sp. nov.* — Fig. 1 et 2.

Ab Angraeco striato Thouars *inflorescentiis cum internodiis crassis, claviformibusve, floribus valde carnosis, maioribus, dilute viridibus, ab* Angraeco bracteoso Balf. f. & S. Moore *bracteolis quam ovarium brevioribus et forma florum, differt.*

Type : *Bosser 20690*, La Réunion, Plaine d'Affouches, février 1971 (holo-, P!).

Épiphyte; tige robuste, longue de 2-10 (-15) cm et de ± 1 cm de diamètre. Racines lisses. Feuilles distiques, flabellées; gaines courtes, longues de 1-2 cm; limbe assez souple, vert sombre dessus, plus clair dessous, ligulé, 10-27 × 1,5-4 cm, un peu rétréci et plié le long de la nervure médiane à la base, par ailleurs plan, sommet inégalement bilobé; nervation saillante sur les 2 faces sur le sec. Inflorescences intravaginales, un peu déclinées, longues de 5-15 cm; pédoncule robuste, long de 2-5 cm, à 4-6 gaines, les supérieures infundibuliformes, longues de 6-13 mm, imbriquées et couvrant presque entièrement le pédoncule, ou les supérieures un peu distantes et le pédoncule nu au sommet; axe charnu, long de (2-) 4-10 cm, à entre-nœuds

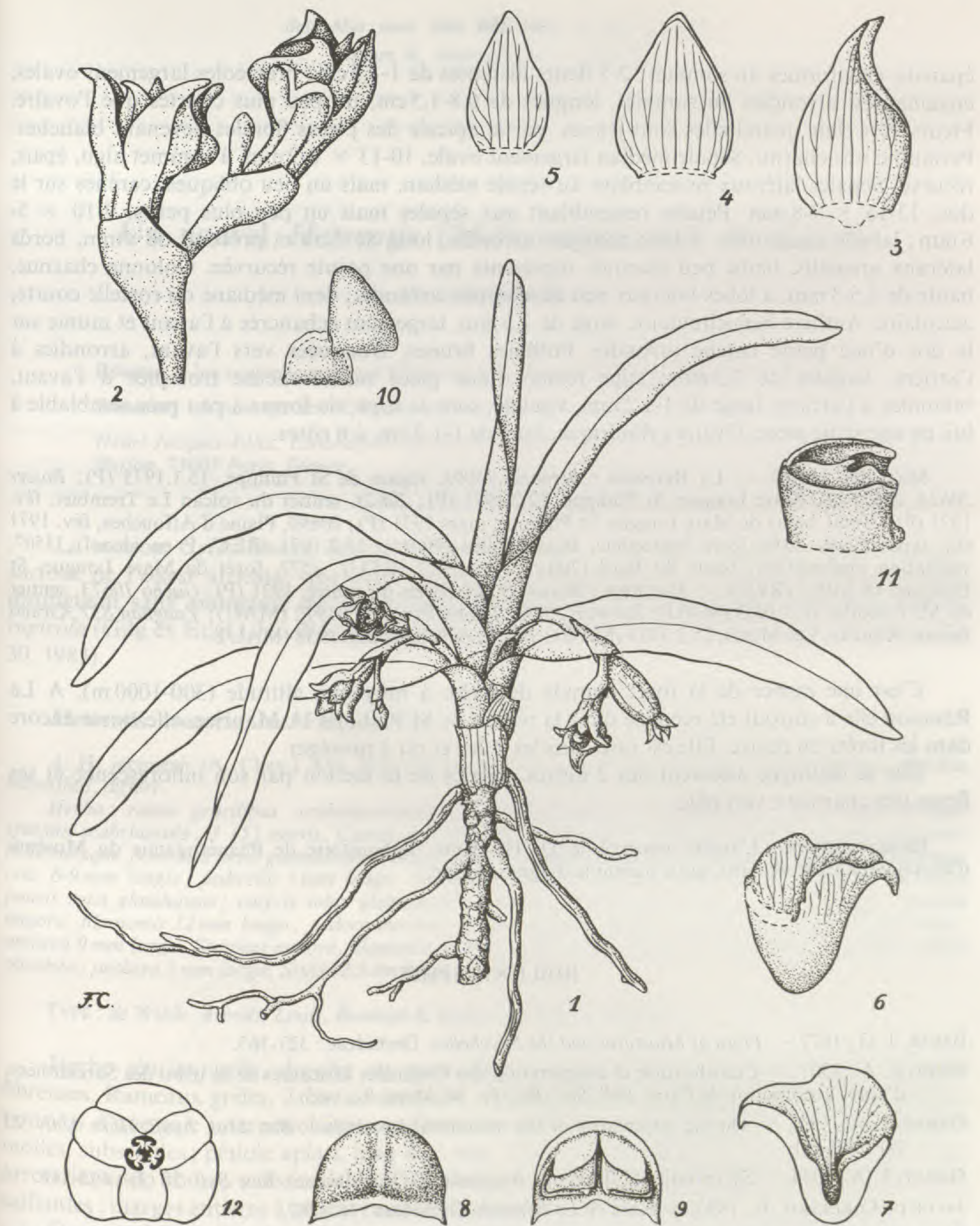


Fig. 2. — **Angraecum cadetii** Bosser : **1**, plante fleurie × 1/5 ; **2**, une inflorescence × 3/2 ; **3**, sépale latéral × 2 ; **4**, sépale médian × 2 ; **5**, pétale × 2 ; **6**, labelle vu de profil × 2 ; **7**, labelle, coupe longitudinale × 2 ; **8**, anthère vue du dessus × 5 ; **9**, anthère vue du dessous, portant les pollinies × 5 ; **10**, pollinaire × 6 ; **11**, colonne × 3 ; **12**, section transversale de l'ovaire × 4. (1, *Bosser 20660* ; 2-12, *Bosser 20614*).

épaissis, claviformes au sommet ; 2-5 fleurs distantes de 1-1,5 cm ; bractéoles largement ovales, engainantes, arrondies au sommet, longues de 0,8-1,5 cm, un peu plus courtes que l'ovaire. Fleurs vert clair quand elles sont jeunes, partie apicale des pièces florales devenant blanches. Périanthe très charnu. Sépale médian largement ovale, 10-13 × 8-9 mm, à sommet aigu, épais, récurvé. Sépales latéraux ressemblant au sépale médian, mais un peu obliques, carénés sur le dos, 13-15 × 7-8 mm. Pétales ressemblant aux sépales mais un peu plus petits, 9-10 × 5-6 mm ; labelle sacciforme, à base conique, arrondie, long de 1 cm et profond de 8 mm, bords latéraux arrondis, limbe peu marqué, représenté par une pointe récurvée. Colonne charnue, haute de 2,5-3 mm, à lobes latéraux peu développés, arrondis ; dent médiane du rostelle courte, aciculaire. Anthère hémicirculaire, large de 3,5 mm, largement échancrée à l'avant et munie sur le dos d'une petite carène arrondie. Pollinies brunes, tronquées vers l'avant, arrondies à l'arrière, longues de 1,3 mm ; stipe formé d'une pièce membraneuse tronquée à l'avant, bilobulée à l'arrière, large de 1-1,2 mm, viscidie, sous le stipe, de forme à peu près semblable à lui, en une seule pièce. Ovaire cylindrique, long de 1-1,2 cm, à 6 côtes.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — LA RÉUNION : *Bernardi 15095*, région de St Philippe, 15.1.1975 (P) ; *Bosser 20614, 20614 bis*, Mare Longue, St Philippe, 22.2.1971 (P) ; *20623*, sentier du volcan Le Tremblet, fév. 1971 (P) ; *20660*, hauts de Mare Longue, St Philippe, mars 1971 (P) ; *20690*, Plaine d'Affouches, fév. 1971 (P), type ; *Cadet 3036*, forêt hygrophile, Basse Vallée (900 m), 15.2.1971 (REU, P en alcool) ; *3507*, végétation préforestière, hauts du Baril (700 m), 19.1.1972 (REU) ; *3577*, forêt de Mare Longue, St Philippe, 16.3.1972 (REU). — MAURICE : *Bosser 21146*, forêts du centre, 1971 (P) ; *Guého 10673*, sentier du Mt Cocotte, 14.3.1963 (MAU) ; *Lorence 15196*, Plaine Paul, 26.2.1972 (MAU) ; *Vaughan 837*, Grand Bassin, Kanaka, Les Mares, 15.2.1933 (MAU) ; *1061*, Les Mares, mai 1938 (MAU).

C'est une espèce de la forêt humide de basse à moyenne altitude (300-1000 m). A La Réunion elle a surtout été récoltée dans la région de St Philippe. A Maurice, elle existe encore dans les forêts du centre. Elle est rare dans les 2 îles et est à protéger.

Elle se distingue aisément des 2 autres espèces de la section par son inflorescence et ses fleurs très charnues, vert pâle.

REMERCIEMENTS : L'auteur remercie le Dr H. HEINE, Laboratoire de Phanérogamie du Muséum d'Histoire naturelle de Paris, qui a traduit la diagnose latine.

BIBLIOGRAPHIE

BAKER, J. G., 1877. — *Flora of Mauritius and the Seychelles*. Orchideae : 327-365.

FINET, E. A., 1907. — Classification et énumération des Orchidées africaines de la tribu des Sarcanthées, d'après la collection de Paris. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 54, Mém. 9 : 1-65.

GARAY, L. A., 1972. — On the systematics of the monopodial orchids 1. *Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ.* 23 (4) : 149-211.

GARAY, L. A., 1974. — Systematics of the genus Angraecum (Orchidaceae). *Kew Bull.* 28 (3) : 495-516.

JACOB DE CORDEMOY, E., 1895. — *Flore de La Réunion*. Orchidées : 165-262.

SCHLECHTER, R., 1918. — Versuch einer naturlichen Neuordnung den afrikanischen angraecoiden Orchidaceen. *Beih. Bot. Centralbl.* 36 (2) : 158-175.

SCHLECHTER, R., 1925. — Orchidaceae Perrierianae. *Feddes Repert.*, Beih. 33 : 310-352.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, nº 3 : 255-257.

Un nouvel *Heterotis* (*Melastomataceae*) du Gabon

H. JACQUES-FÉLIX

Résumé : Une nouvelle espèce d'*Heterotis* (*H. arenaria* Jac.-Fél.) est décrite du Gabon.

Summary : A new species of *Heterotis* (*H. arenaria* Jac.-Fél.) is described from Gabon.

Henri Jacques-Félix, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

La section *Cyclostemma* Benth. du genre *Heterotis* rassemble quelques belles espèces, surtout de l'ouest africain, que leurs caractères, contrairement à ceux de certains *Dissotis*, distinguent sans ambiguïté du genre *Osbeckia*. Elle est déjà représentée au Gabon par *H. rupicola* (Gilg ex Engl.) Jac.-Fél. (Adansonia, sér. 2, 20 (4) : 419, 1981 et Flore du Gabon 25 : 30, 1983).

Heterotis arenaria Jac.-Fél., *sp. nov.*

A. H. jacquesii (A. Chev.) Aké Assi *trichomate redacto ; foliis subsessilibus minoribusque ; floribus minoribus, differt.*

Herba ; ramis gracilibus, scabriuscularibus. Folia subsessilia, ovato-lanceata, 2 × 4 cm, utrinque sparsim scabriuscula ; 3 (5) nervis. Cymae 4-5 floribus remotissimis, interdum 1-flore ; ad axes, bracteas, pedicellosque juvenales setis glandulosis ornatis. Flos pentamerus, pulcher ; bracteis geminatis, membranaceis, 6-9 mm longis ; pedicello 5 mm longo ; hypanthio praeter lobi intersepala glabrescenti, vel ad basim paucis setis glandulosis ; calycis lobis glabrescentis, acutis, 10 mm longis ; petalis 2,5 cm longis. Stamina majora, filamento 12 mm longo ; pedoconnectivo 15 mm longo, appendice antico claviformis, 3 mm longo ; anthera 9 mm longa. Stamina minora, filamento 12 mm longo ; pedoconnectivo 2 mm longo, appendice antico obsoleto ; anthera 5 mm longa. Stylus 2,5 cm longus.

TYPE : *de Wilde, Arends, Louis, Bouman & Karper 629* (holo-, WAG).

Herbe pluriannuelle, dressée ou genouillée, ramifiée, haute d'environ 0,60 m ; racines fibreuses. Rameaux grêles, 2 mm de diamètre, subangulaires, scabérulés surtout sur les angles, pourvus d'une soie interpétiolaire ; modérément radicants ; entrenœuds de 3 à 5 cm. Feuilles molles, subsessiles ; pétiole aplati, long de 1 mm ; limbe ovato-lancéé, jusqu'à 2 × 4,5 cm, base arrondie, apex obtus ; scabriuscule sur les deux faces ; trois (cinq) nervures ascendantes, peu saillantes ; marges entières à obscurément et lâchement serretées-ciliées.

Cyme 4-5-flore (parfois 1-flore), entrenœuds grêles de 1 à 1,5 cm, portant des soies glandulifères sur les parties jeunes. Fleur 5-mère, pédicellée, sous-tendue par deux bractées membraneuses, largement ovales, 4-6 × 6-9 mm, avec quelques soies apprimées ou glandulifè-

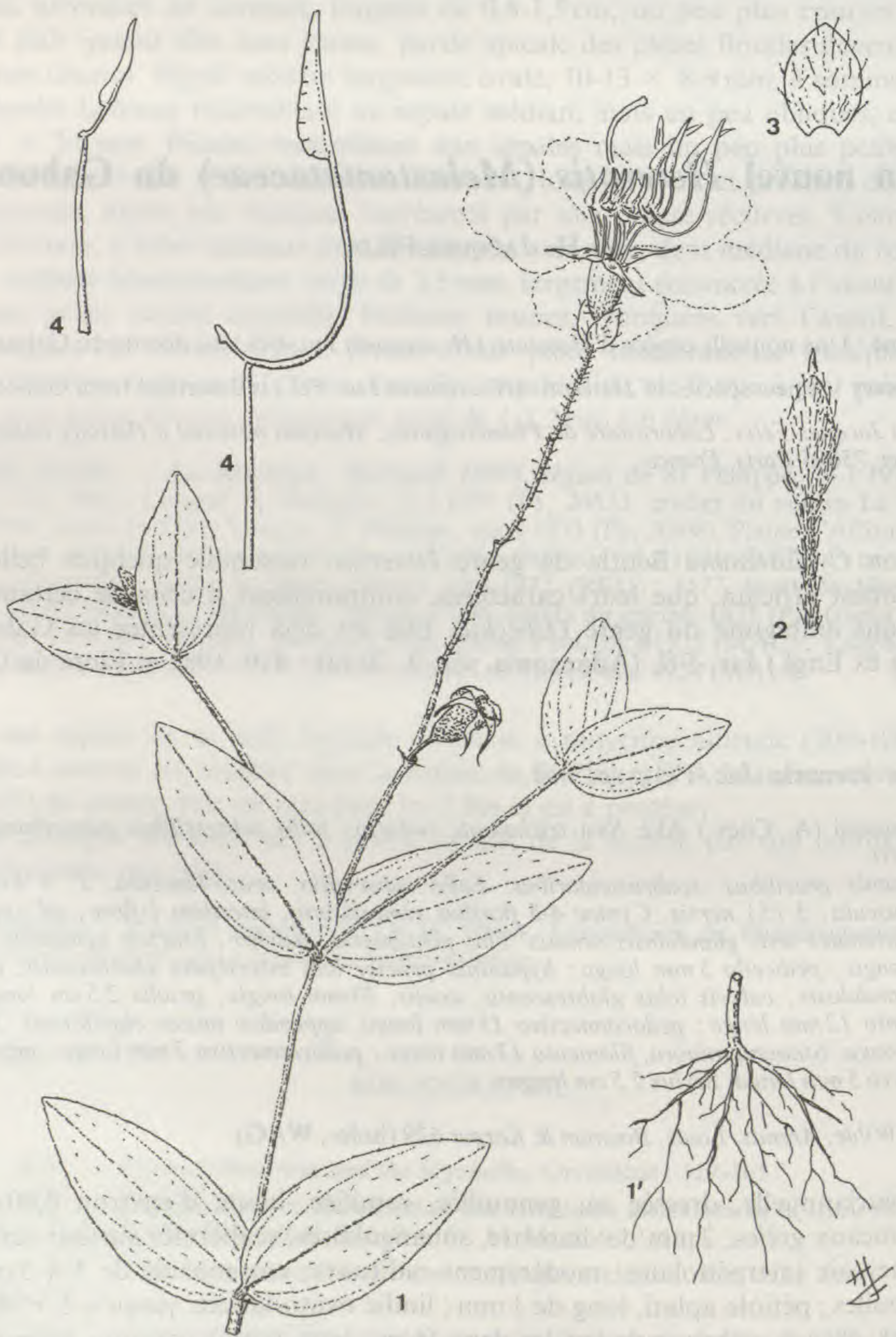


Fig. 1. — **Heterotis arenaria** Jac.-Fél. : **1**, **1'**, aspect général et appareil racinaire × 2/3 ; **2**, début de cyme : axe et bouton floral masqués par les bractées × 2 ; **3**, bractée × 2 ; **4**, étamine de chacun des verticilles × 2. (*de Wilde, Arends, Louis, Bouman & Karper 629*).

res ; pédicelle long de 5 mm, accrescent jusqu'à 8-10 mm à maturité ; hypanthe 6 × 8-10 mm, avec une soie intersépalaire, glabrescent ailleurs, ou avec quelques soies glandulifères vers le bas ; lobes du calice longuement triangulaires-aigus, 2 × 10 mm, glabrescents. Pétales roses, longs de 2,5 cm. Étamines externes à filet de 12 mm ; pédoconnectif 15 mm, appendice antérieur claviforme, 3 mm ; anthère 9 mm. Étamines internes à filet de 12 mm ; pédoconnectif 2 mm, appendice antérieur rudimentaire ; anthère 5 mm. Style long de 2,5 cm. Sommet de l'ovaire et graines non connus.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — Gabon : *J. J. F. E. de Wilde, J. C. Arends, A. M. Louis, F. Bouman & J. J. Karper 629* ; à 15 km environ au sud de Mayoumba ; sol sablonneux à végétation herbacée, entre la forêt et la côte, 18.11.1983 (WAG).

Alors que plusieurs espèces de cette section sont des géophytes, soit par le moyen de racines tubéreuses, soit par celui de tubercules saisonniers, *Heterotis arenaria* est seulement, et modérément, radicant, ce qui semble indiquer qu'il est pluriannuel. Ce type biologique se rapproche de celui d'*H. rupicola*, et surtout d'*H. jacquesii* qui présente cependant des adaptations aux périodes sèches (cf. Bull. Soc. Bot. Fr. 82 : 284-294, 1935).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, nº 3 : 259-261.

Vietsenia scaposa C. Hansen, a new species of the *Melastomataceae* for Vietnam

C. Hansen

Summary : *Vietsenia scaposa* C. Hansen is described as the fourth species in the genus *Vietsenia*. A few details of its flower and fruit and its distribution are illustrated. A key to the four species is presented.

Résumé : Description de la quatrième espèce du genre *Vietsenia* : *V. scaposa* C. Hansen. Des détails de la fleur et du fruit et l'aire de l'espèce sont figurés. Une clé des quatre espèces est présentée.

Carlo Hansen, The Botanical Museum, Gothersgade 130, DK-1123 Copenhagen, Denmark.

Vietsenia scaposa is represented by four collections, one sterile and three in fruit, among which *Poilane 28987* has an inflorescence with very young buds in addition. The specimens are referred to *Vietsenia* on the basis of their two ventral filiform staminal appendages (Fig. 1, *D*) and their inflorescence. In the inflorescence the peduncle ends in a node with a number of short scorpioid branchlets and sometimes has a node below terminal one with opposite lateral branches ending as main one, but more often the branches there are abortive or not developed at all, so that only the node is there.

The two staminal appendages of *V. scaposa* are considerably shorter than allowed for *Vietsenia* in the diagnosis (Hansen, 1984), but so far they are known only in young buds and they may be longer in relation to the anther during anthesis. In a young bud of *V. poilanei* (third before flower on scorpioid branchlet in *Poilane 29399*) the appendages are in fact only two third the length of the anther, while in flowers they equal it.

Key to the species of Vietsenia

1. Stem with 0.3-0.5 mm long strictly patent gland-tipped hairs; inflorescence lax and branchlets not conspicuously scorpioid .... *V. laxiflora*

1'. Stem with appressed minute brown glandular hairs; branchlets conspicuously scorpioid.

 2. Leaf apex acuminate; leaves above with scattered ca. 1 mm long wavy gland-tipped hairs in addition to minute glandular hairs .... *V. poilanei*

 2'. Leaf apex very broadly acuminate to rounded to retuse; leaves above with a few stout very short bristles or with only minute glandular hairs.

  3. Stem and petioles distinctly ribbed to winged .... *V. scaposa*

  3'. Stem and petioles at most angular .... *V. rotundifolia*

Vietsenia scaposa C. Hansen, *sp. nov.*

Vietseniis laxiflorae *et* poilanei *affinis, sed differt absentia pilorum glanduliferorum in superficie foliorum et praesentia ramorum lateralium non nisi in nodis terminalibus vel interdum in duobus nodis terminalibus inflorescentiae. A* Vietsenia rotundifolia *autem distincta petiolis 5-costatis et fructibus majoribus, quadrangularibus.*

TYPE : *Poilane 28987*, Ba-na près Tourane (holo-, P).

Herb, usually subacaulescent, scapose, 10-25 cm high, clothed all over with minute brown glands and only on leaves with short bristles in addition. Stem angular with 4-6 ribs or low wings, with roots developing along most of its length, short (to 5 cm long), thick, knotty from nodes and leaf scars, with internodes usually less than 5 mm long, or rarely long (to 13 cm long, slender, with internodes 2.5-4 cm long). Leaves opposite, decussate, isomorphic and equal to subequal in a pair; petioles 2-3.5 cm long, with five low wings, one on each side of sulcus and three below (decurrent nerves); blade broad, ovate to elliptic or rarely obovate, 5-7.5 × 3.6-5.3 cm; base cordate, apex very broadly acuminate to rounded or retuse, margin subdenticulate, ciliate with very stout forward bending short bristles; 3-nerved with 1 or 2 pairs of fainter outer nerves in addition, at least basally; upper surface with rows of yellowish irregular spots along three main nerves, a few bristles like marginal ones may occur.

Inflorescence terminal, 8-13.5 cm long, composed of a peduncle and, at its terminal node, a cluster of 3-5 branches soon becoming densely scorpioid or soon forking and then becoming scorpioid, ca. 1 cm long in fruit, and sometimes, at a node about 1 cm below terminal one, with additionally two lateral branches, each ca. 1 cm long and ending in scorpioid branches as main axis; peduncle 5.5-11.5 cm long, usually longer than the leaves; bracts triangular, up to 0.4 mm long; pedicel 3-7 mm in fruit. Flowers (observations from young bud unless otherwise stated) 4-merous, actinomorphic, bisexual. Sepals wide and low (observed in fruit). Petals unknown. Stamens 8, isomorphic, equal; inappendiculate dorsally, ventral appendages two, filiform, one third as long as anther. Ovary 4-merous, adnate to hypanthium for most of its length, anther pockets shallow impressions, crown absent, top of ovary rounded, 4-humpy, glabrous; placentas protruding into locules on very narrow stalks (observed in fruit). Style glabrous.

Fruit cup-shaped, 8-ribbed, ca. 3.5 × 3.5 mm, old fruit ca. 4 × 4 mm, valves not accrescent. Seeds short and widely obovate, slightly angular, tuberculate, with a large wide inflated beak, ca. 0.7 mm long, testa light brown, beak pale brown, strophiole large, dark brown.

Very young buds in February, mature fruits in June and July.

DISTRIBUTION AND HABITAT : Vietnam (Fig. 1). Poor soil on granite at 1000-1400 m altitude.

SPECIMENS STUDIED : *Clemens 3316*, Annam, Mt Bana ; *Poilane 1514*, Annam, Bana ; *Poilane 28987*, Ba-na près Tourane ; *Poilane 31679*, Annam, confins de la prov. du Quang Nam entre les villages Moï de « Gò O et Mò O ».

NOTES : *V. scaposa* differs from *V. laxiflora* and *V. poilanei*, in addition to what is given in the diagnosis, in its subacaulescent and scapose appearance, but may be close to *V.*

rotundifolia, which is known only from the fragmentary type specimen, in that habit. Besides, the leaves of these two species are very similar. The species differ, however, in the fruit which in *V. scaposa* is quadrangular, cup-shaped, 8-ribbed, and 3.5 × 3.5 mm, and in *V. rotundifolia* subquadrangular with much rounded angles, urceolate (almost spheroidal), not ribbed, and 2 × 3.2 mm. The two species also differ in the stem and petioles, which are distinctly ribbed or winged in *V. scaposa* and at most angular in *V. rotundifolia*.

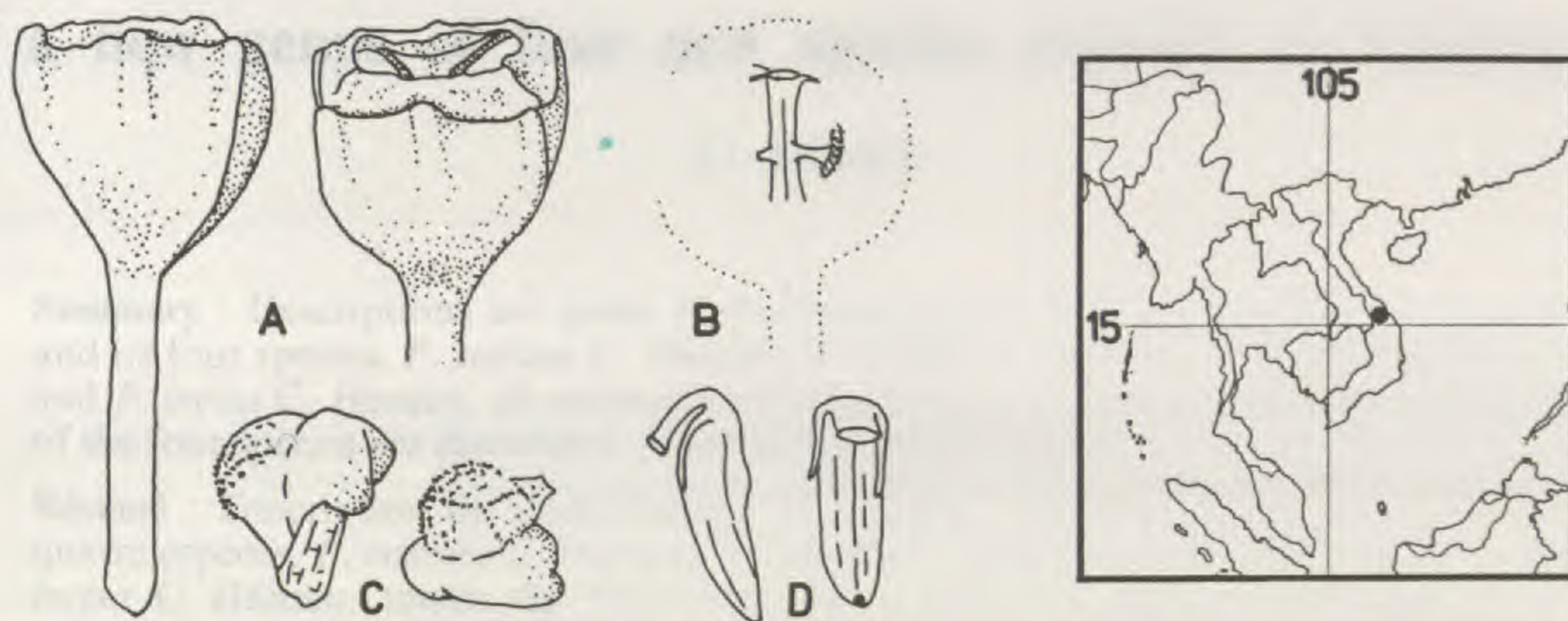


Fig. 1. — **Vietsenia scaposa** C. Hansen : **A**, fruits seen laterally, left one slightly from above, ca. × 5; **B**, central part of fruit with a stalked placenta protruding, ca. × 5; **C**, seeds, one seen laterally, the other obliquely from above, ca. × 20; **D**, stamens from young bud, one seen laterally, the other ventrally, ca. × 12.5. (A, B, C, from *Poilane 1514*; D, from *Poilane 28987*). On the right, total distribution.

When the fruit develops the distal tubular part of the hypanthium does not widen concurrently with the basal part and the enclosed capsule, and therefore becomes bent over the top of the capsule, before it perishes (Fig. 1, *A*). The basal part of the hypanthium (and to some extent the pedicel) swells and remains as an empty cup in the final stages of the fruit (Hansen, 1985). The valves get tougher and slightly thicker, but the wide rounded furrow between their two halves remains.

Specimens may be referred to *V. scaposa* solely on the basis of the rows of irregular yellowish spots, one row close on each side of the midrib and indistinctly of the next pair of longitudinal ribs. In the available material they lack in *Poilane 31679*. Such spots occur sporadically elsewhere in the *Sonerileae*, thought they usually are more regular and differently arranged.

REFERENCES

Hansen, C., 1984. — Vietsenia C. Hansen, a new genus of the Melastomataceae for Vietnam. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4ᵉ sér., 6, sect. B, *Adansonia*, n° 2 : 147-156.

Hansen, C., 1985. — Taxonomic revision of Driessenia (Melastomataceae). *Nord. J. Bot.* 5 : 335-352.

mandifolia, which is known only from the fragmentary type specimen, in that latter. Besides, the leaves of these two species are very similar. The species differ, however, in [illegible] in *V. mayana* is quadrangular, cup-shaped, 8-ribbed, and 1.5 × 2.5 mm, and in *V. rotundifolia* subquadrangular with much rounded angles, irregularly [illegible] and 2 mm. The two species also differ in the [illegible] which are distinctly winged in *V. mayana* and at most angular in *V. rotundifolia*.

Fig. 1. — *Vaccinia mayana* C. Hansen. — K: [illegible]

When the fruit develops the distal tubular part of the hypanthium does not widen correspondingly with the basal part and the enclosed ovary, and therefore becomes more than [illegible] of the [illegible] hypanthium (Fig. 1 G). The basal part of the hypanthium [illegible] the pericarp walls and [illegible] an empty [illegible] of the fruit (Fig. 1 H). The [illegible] get [illegible] and slightly thicker, but the [illegible] remains [illegible] between [illegible]. [illegible] may be referred to [illegible] the [illegible] dark [illegible] walls of [illegible] and [illegible] of the [illegible] of the available material they [illegible]. Such spots occur sporadically elsewhere in the *Sarcozieae*, though they usually are more regular and differently arranged.

REFERENCES

Hansen, C., 1984. — *Vaccinia* C. Hansen, a new genus of the Melastomataceae for Vietnam. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 6, sect. B, *Adansonia*, n° 2 : 147-150.

Hansen, C., 1985. — Taxonomic revision of Oxyspora (Melastomataceae). *Nord. J. Bot.* 5 : 431-442.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, nº 3 : 263-271.

Poilannammia C. Hansen (*Melastomataceae*), a new genus of four new species endemic to Vietnam

C. Hansen

Summary : Descriptions are given of *Poilannammia* C. Hansen belonging to the *Sonerileae* s.l. and its four species, *P. costata* C. Hansen, *P. trimera* C. Hansen, *P. allomorphioidea* C. Hansen, and *P. incisa* C. Hansen, all endemic to Vietnam. Parts of flowers and fruits and the distribution of the four species are illustrated. A key to the species is given.

Résumé : Description de *Poilannammia* C. Hansen appartenant aux *Sonerileae* s.l. et de ses quatre espèces, *P. costata* C. Hansen, *P. trimera* C. Hansen, *P. allomorphioidea* C. Hansen et *P. incisa* C. Hansen, toutes du Viêt-Nam. Des détails des fleurs et des fruits et les aires de distribution des quatre espèces sont figurés. Une clé des espèces est présentée.

Carlo Hansen, The Botanical Museum, Gothersgade 130, DK-1123 Copenhagen, Denmark.

POILANNAMMIA C. Hansen, *gen. nov.*

Bene distincta inflorescentia terminali thyrsoidea, antheris cum appendicibus et dorsaliter et ventraliter, appendicibus, saltem staminum episepalinorum, corpus V-simulans insertionem filamenti amplectens formantibus, atque lobis coronae ovarii plus minusve fissis et bidentatis

Type-species : *P. costata* C. Hansen.

Shrubs or small trees to 6 m high, generally looking glabrous. Stem terete or often flat distally, with minute glandular hairs, substellate or not, dense or not, and rarely patent stout shaggy hairs, when young, glabrous when older; internodes 0.5-6 cm long. Leaves opposite, decussate, isomorphic and equal to subequal in a pair, usually somewhat coriaceous; petioles 1-7.5 cm long; blade ovate to elliptic (3.8-)6.5-30 × (1.6-)4.3-12 cm; base rounded to acute to very broadly acuminate, apex shortly acuminate, margin entire or very slightly bluntly dentate, glabrous; 3-nerved or slightly 3-plinerved with an additional faint pair of intramarginal nerves, above and below clothed as stem and petiole, though usually sparser, when young, above soon glabrous, below with reminicences of young indumentum or glabrous.

Inflorescence a terminal thyrse, wide and usually large and many-flowered, to 18 cm long; peduncle quadrangular or flat, (1.3-)5-10.5 cm long; bracts subulate or wide and boat-shaped, to 1.5 mm long, rarely basal pair ovate, 5 mm long; pedicels from 1 mm long in bud to 5 mm long in fruit. Flowers actinomorphic, 3- or 4-merous, bisexual. Hypanthium campanulate to urceolate, often narrow, strongly to faintly ribbed or sulcate, 3-3.5 × 1.2-2 cm, with minute brown glandular hairs, substellate or not. Sepals low, rounded, slightly connate, very

conspicuously conically thickened dorsally, usually less than 1 mm long, clothed as hypanthium, persistent at maturity or persistency unknown. Petals insufficiently known, except in *P. costata*, pink or white (according to labels). Stamens 6 or 8, isomorphic or dimorphic, unequal or subequal; filaments glabrous; appendages of the episepalar whorl of stamens together forming a V-shaped body with the filament inserted in the bottom of the cleft of the V, ventrally not adnate to the anther sacs, those of the epipetalar whorl similar or differentiated into a long narrow dorsal spur and two short ventral lobes adnate to the anther sacs for most of their length; pore 1. Ovary 3- or 4-locular; anther pockets to base or almost; crown of 4 only partly connate slightly to much cleft lobes; placentas protruding on short thick stalks, rarely vertically elongated. Fruit known only in *P. allomorphioidea*.

Characters, beside those given in the diagnosis, which may be helpful in distinguishing *Poilannammia* are the coriaceous leaves (least so in *P. incisa*) and the large many- and small-flowered thyrses (again *P. incisa* is an exception).

Poilannammia shows no clear relationship to any other genus. In the ribbed fruit (Fig. 1, *G*) it resembles *Allomorphia* and habitually also some members of that genus. It differs distinctly, however, in having ventral staminal appendages (Fig. 1, *C-E*; 3, *E-I*), which are unknown in *Allomorphia*. Its inflorescence is a true thyrse, i.e. a branched system of compound dichasia, as in many *Allomorphia* species, large and many-flowered in three species, but small and few-flowered in the fourth (*P. incisa*).

The inflorescence, excluding the peduncle, appears to be wider than long in all species. In *P. incisa* it is in principle composed of a central axis (rachis) with a terminal and a lower node, the latter with two opposite long branches. Rachis and the branches each have three short branchlets at their terminal node, and each of these have a short-pedicelled flower again at their terminal node. The inflorescence in the other three species resembles the thyrse illustrated by LAWRENCE (1963, fig. 3, *e*), but is more compound, e.g. the branches of third order. Besides the flowers are clustered at the end of the branches, and not in single dichasia as illustrated by LAWRENCE, which may be interpreted in the way that the branches have contracted distally, so that two or three dichasia crowd there.

The stamens of *Poilannammia* may resemble those of some species of *Phyllagathis*, but in that genus inflorescences as described above are never found. The fruit also differs, and habitually there is no resemblance at all.

The crown (HANSEN, 1985) is characteristic in that the lobes are only partly connate and in that each lobe is cleft so that it becomes bidentate (Fig. 1, *F, I*; 3, *B-D*). Neither feature is unique, but is valuable generically in *Poilannammia*.

In regard to the descriptions it should be noticed that flowers are known only in *P. costata*. In the three other species the floral parts are known only from buds, mostly young ones. Fruits are found only in *P. allomorphioidea*.

Poilannammia is represented only by nine collections from Vietnam kept at the Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. The name of the new genus has been made in memory of POILANE and his favorite area of collecting : Annam.

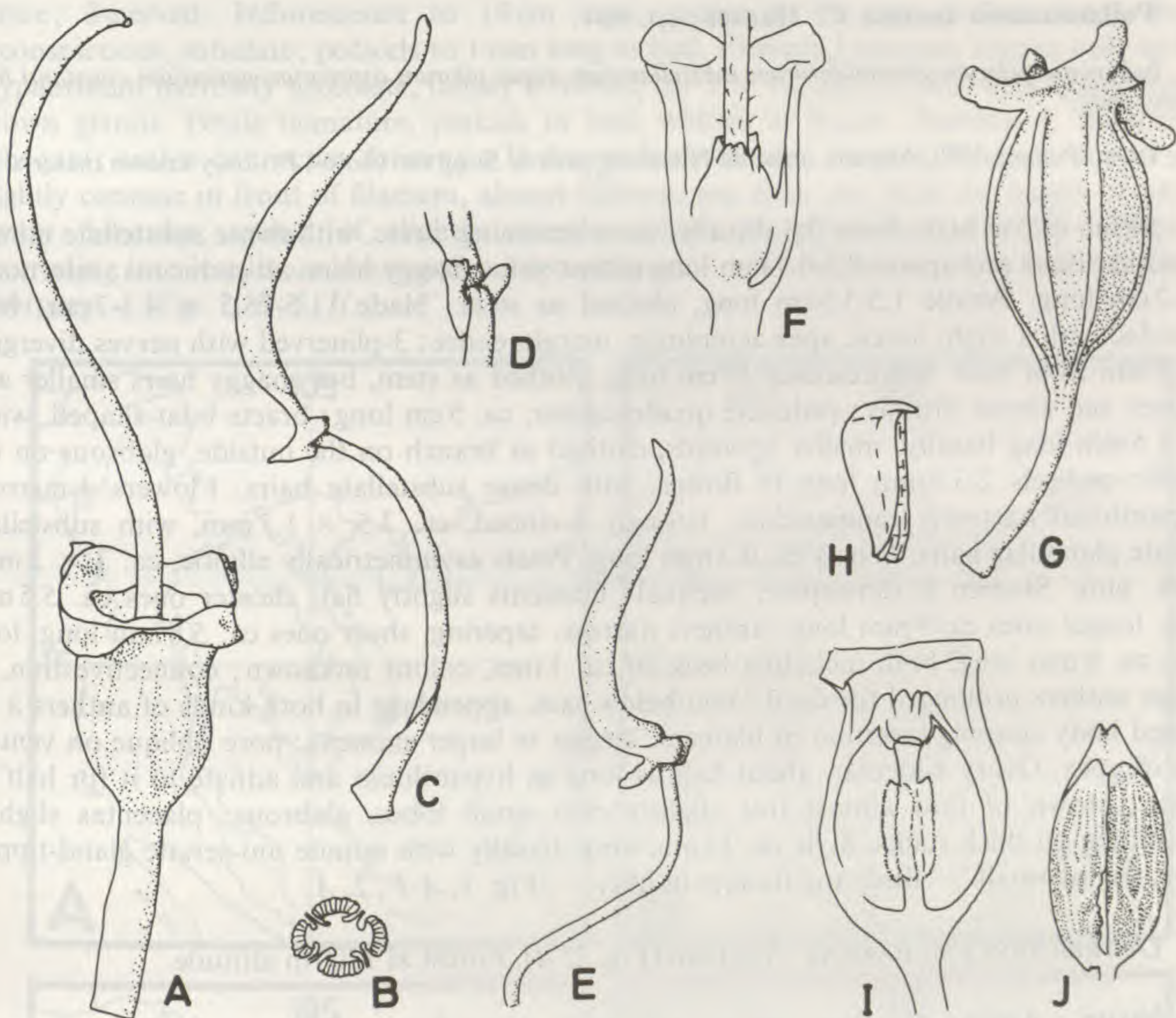


Fig. 1. — **Poilannammia**, parts of buds, flowers and fruits. — **P. costata** : **A**, flower with petals and stamens removed; **B**, transverse section of central part of ovary showing placentas with ovules and part of septa in between; **C**, episepalar stamen laterally; **D**, appendages of episepalar stamen ventrally from below; **E**, epipetalar stamen laterally; **F**, longitudinal section of flower showing indumentum on base of style, top of ovary with bidentate crown lobes, basal delimitation of ovary, and one anther pocket. — **P. allomorphioidea** : **G**, mature fruit; **H**, seed; **I**, longitudinal section of fruit (seeds removed) showing the bidentate top of two valves and the central part with three placentas visible; **H**, a valve from a fruit with the vascular bundles prominent on the inside. (A-F, *Poilane 3770* in P; G-J, *Chevalier 38848* in P. — B, ca. × 10; H, ca. × 20; all others, ca. × 6).

Key to the species of Poilannammia

1. Flowers 3-merous .... *P. trimera*

1′. Flowers 4-merous.

  2. Inflorescence little compound and few-flowered (in the order of 10 flowers) .... *P. incisa*

  2′. Inflorescence much compound and many-flowered (in the order of 50 or more).

    3. Indumentum of minute glandular hairs .... *P. allomorphioidea*

    3′. Indumentum of substellate minute glandular hairs and patent stout shaggy hairs .... *P. costata*

Poilannammia costata C. Hansen, *sp. nov.*

Indumento pilorum glanduliferorum substellatorum atque pilorum asperorum patentium constanti bene dignoscenda.

TYPE : *Poilane 3770*, Annam, ouest de Nhatrang près de Song tan (holo-, P); only known material.

Shrub to 3 m high. Stem flat distally, soon becoming terete, with dense substellate minute glandular hairs and sparse 0.3-0.7 mm long patent stout shaggy hairs, all caducous; internodes 1.5-2 cm long. Petiole 1.5-3.5 cm long, clothed as stem; blade 11.5-15.5 × 4.3-7 cm; base rounded with a slight notch, apex acuminate, margin entire; 3-plinerved with nerves diverging ca. 5 mm from base. Inflorescence 16 cm long, clothed as stem, but shaggy hairs smaller and sparser and absent distally; peduncle quadrangular, ca. 5 cm long; bracts boat-shaped, wide, ca. 1.5 mm long basally, smaller upwards, clothed as branch on the outside, glabrous on the inside; pedicels 2-3.5 mm long in flower, with dense substellate hairs. Flowers 4-merous. Hypanthium narrowly campanulate, strongly 8-ribbed, ca. 3.5 × 1.7 mm, with substellate minute glandular hairs. Sepals ca. 0.7 mm long. Petals asymmetrically elliptic, ca. 3 × 2 mm, thick, pink. Stamen 8, dimorphic, unequal; filaments slightly flat, shorter ones ca. 5.5 mm long, longer ones ca. 8 mm long; anthers narrow, tapering, short ones ca. 5.8 mm long, long ones ca. 8 mm long, both including beak of ca. 1 mm, colour unknown; connective thin, in longer anthers prolonged for ca. 0.7 mm below sacs, appendage in both kinds of anthers a V-shaped body clasping insertion of filament, largest in larger stamens; pore oblique on ventral side of apex. Ovary 4-locular, about half as long as hypanthium and adnate to it for half its length; crown of four almost free slightly cleft small lobes, glabrous; placentas slightly protruding on thick stalks. Style ca. 13 mm long, basally with minute uni-seriate gland-tipped hairs, stigma small. — Buds and flowers in May. — Fig. 1, *A-F*; 2, *A*.

DISTRIBUTION AND HABITAT : Vietnam (Fig. 2, *A*). Forest at 1200 m altitude.

NOTES : Among the three species with large many-flowered thyrses *P. costata* can be recognized by its indumentum of substellate minute glandular hairs, dense at least on stem and petioles, and patent stout shaggy hairs. In *P. trimera* and *P. allomorphioidea* only minute brown glandular hairs occur and mostly sparsely. The very distinctly ribbed hypanthium in bud and flower (Fig. 1, *A*) also is a good character for *P. costata* (the name refers to it), but the hypanthia of the other species may be faintly ribbed or sulcate. *P. costata* is large-leaved.

Poilannammia trimera C. Hansen, *sp. nov.*

Floribus trimeris recognoscenda.

TYPE : *Poilane 31484*, Annam, près du village Moï de « Go Oi » sud-ouest de la province de Quang Nam (holo-, P).

Shrub to about 2 m high, glabrous or with minute brown glands, very sparse all over or dense in inflorescence. Stem flat distally, soon becoming terete; internodes 2-6 cm long. Petioles 3-7.5 cm long; blade 16.5-30 × 7-12 cm; base rounded, apex acuminate, margin

entire; 3-nerved. Inflorescence to 18 cm long; peduncle flat, to 10.5 cm long; bracts inconspicuous, subulate; pedicels to 1 mm long in bud. Flowers 3-merous, known only in bud. Hypanthium narrowly urceolate, faintly 6-ribbed, ca. 3 × 1.2 mm in bud, with sparse minute brown glands. Petals immature, pinkish in bud, whitish in flower. Stamens 6, isomorphic, subequal; anther connective forming a V-shaped body basally, clasping filament, ventral arms slightly connate in front of filament, almost filiform, less than one third the length of anther. Ovary 3-locular, crown of slightly connate lobes; placentas not vertically elongated, protruding into locules on short stalks. Style glabrous. — Specimens in young bud collected in February. — Fig. 2, *B*; 3, *H*.

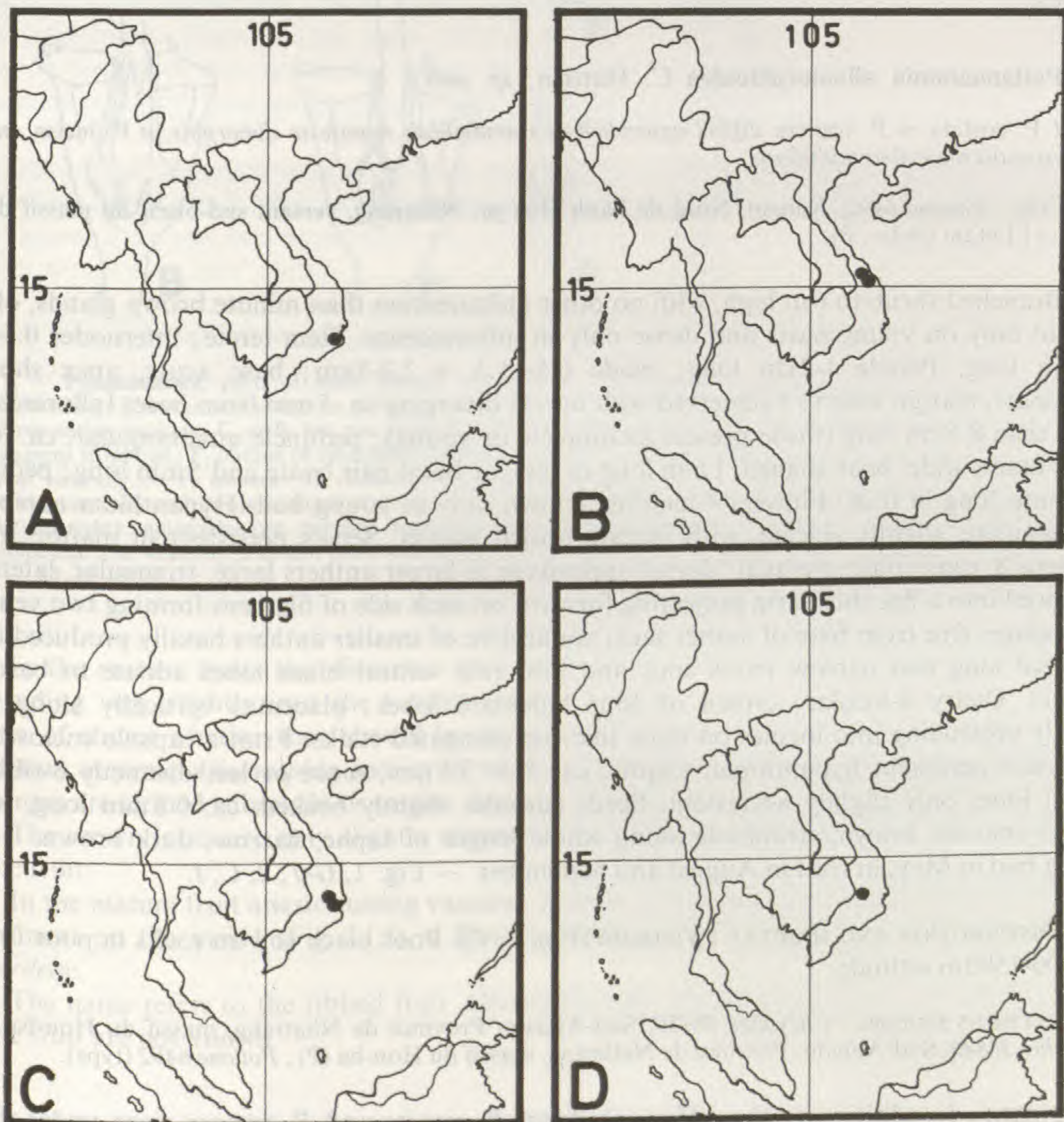


Fig. 2. — **Poilannammia, total distributions : A, P. costata ; B, P. trimera ; C, P. allomorphioidea ; D, P. incisa.**

Distribution and habitat : Vietnam (Fig. 2, *B*). On granitic soil in high forest at 500-1000 m altitude.

Specimens studied : *Poilane 31353*, Annam, sud ouest de Tramy, prov. du Quang Nam (P); *Poilane 31484* (type); *Poilane 31656*, Annam, confins sud de la prov. du Quang Nam entre les villages Moï de « Gò O et Mò O » (P).

Notes : *P. trimera* differs from the three other species in its 3-merous flowers. Besides its ventral staminal appendages are long and slender (Fig. 3, *H*). Its leaves are much larger than in any of the other species, and may be twice as long as in *P. costata*, the other large-leaved species.

Poilannammia allomorphioidea C. Hansen, *sp. nov.*

A P. costata *et* P. trimera *differt appendicibus staminalibus manifeste dimorphis, a* P. incisa *autem inflorescentiis majoribus multifloris.*

Type : *Poilane 6492*, Annam, Nord de Ninh Hoa pr. Nhatrang, versant sud-ouest du massif de la Mère et l'Enfant (holo-, P).

Branched shrub to 6 m high, with no other indumentum than minute brown glands, often present only on young parts and dense only in inflorescence. Stem terete; internodes 0.5-2.5 (-4) cm long. Petiole 1-2 cm long; blade 6.5-11.5 × 2.2-5 cm; base acute, apex shortly acuminate, margin entire; 3-plinerved with nerves diverging ca. 5 mm from base. Inflorescence more than 8.5 cm long (those present incomplete or young); peduncle quadrangular, ca. 6 cm long; bracts wide, boat-shaped, 1 mm long or less, or basal pair ovate and 5 mm long; pedicels ca. 5 mm long in fruit. Flowers 4-merous, known only in young bud. Hypanthium narrowly campanulate, slightly sulcate, with minute brown glands. Sepals persistent in mature fruit. Stamens 8, dimorphic, unequal; dorsal appendage in larger anthers large, triangular, laterally produced into a flat short arm projecting forward on each side of filament forming two ventral appendages free from base of anther sacs; connective of smaller anthers basally produced into a dorsal long and narrow terete spur and into two ventral blunt lobes adnate to base of anthers. Ovary 4-locular; crown of four bidentate lobes; placentas vertically elongated, slightly protruding into locules on thick likewise elongated stalks. Fruit a capsule enclosed in the intact persistent hypanthium, elliptic, ca. 5 × 3.5 mm, more or less distinctly 8-ribbed, crown lobes only slightly accressent. Seeds cuneate, slightly beaked, ca. 0.8 mm long, testa almost smooth, brown, strophiole along whole length of raphe, narrow, dark brown. — In young bud in May, in fruit in August and September. — Fig. 1, *G-J*; 2, *C, I*.

Distribution and habitat : Vietnam (Fig. 2, *C*). Poor black soil on rocks in poor forest at 1000-1500 m altitude.

Specimens studied : *Chevalier 38759*, Sud-Annam, Province de Nhatrang, massif du Hon-ba (P); *Chevalier 38848*, Sud-Annam, Province de Nathrang, massif du Hon-ba (P); *Poilane 6492* (type).

Notes : In addition to the differences from *P. costata* and *P. trimera* given under these species *P. allomorphioidea* differs in its distinctly dimorphic staminal appendages (Fig. 3, *I*).

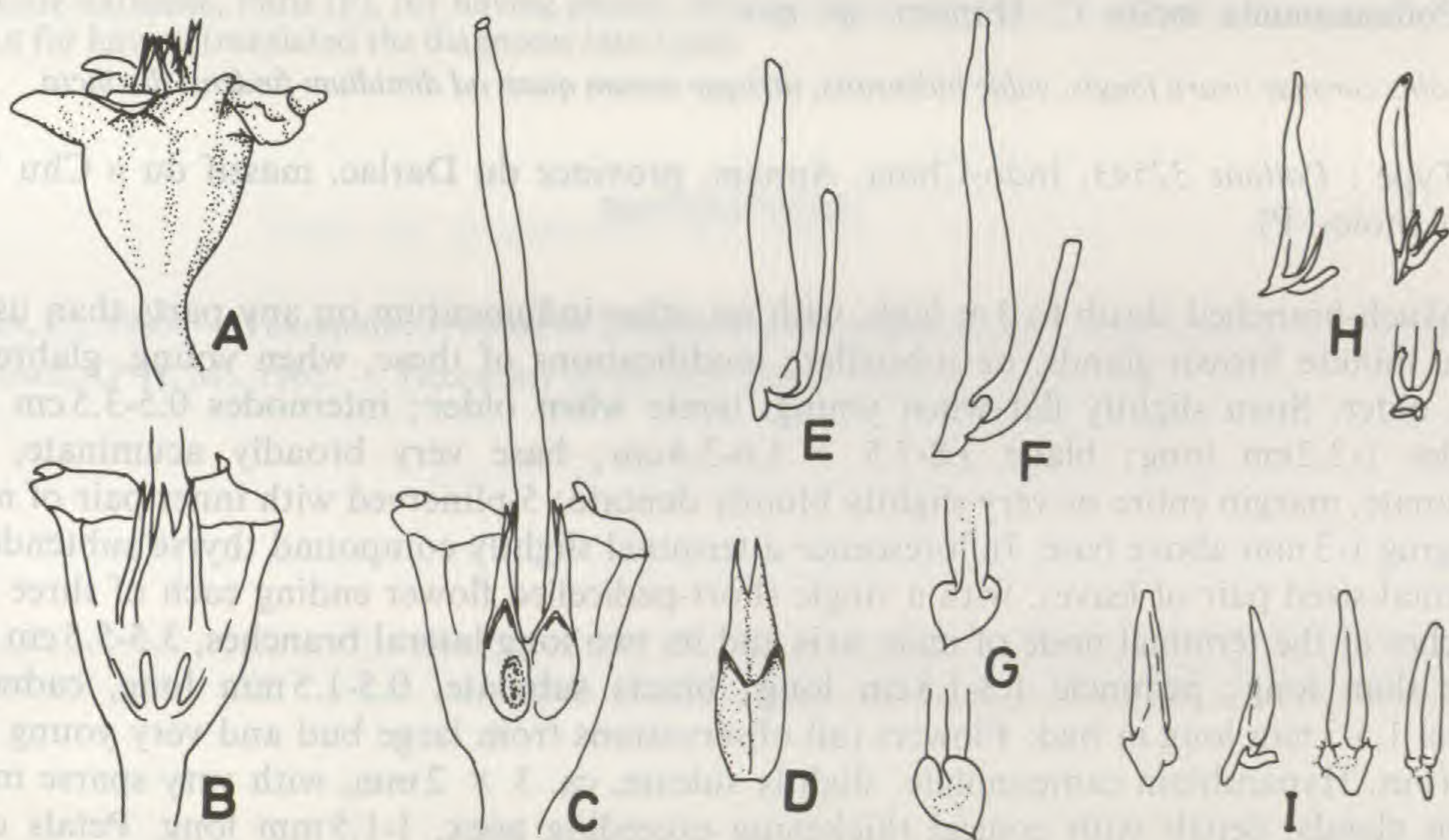


Fig. 3. — **Poilannammia**, parts of buds, flowers and fruits. — **P. incisa** : A, very young fruit with crown lobes protruding; B, longitudinal section of large bud (petals and stamens removed) showing crown lobes and depth of three anther pockets; C, as B, but one valve removed; D, removed valve from the inside; E, outline of epipetalar stamens from bud; F, outline of episepalar stamen from bud; G, episepalar stamen, outline of appendages dorsally and ventrally. — **P. trimera** : H, outlines of stamens from young bud : epipetalar one laterally, episepalar one latero-ventrally and its appendages ventrally. — **P. allomorphioidea** : I, outlines of stamens from young bud (from left to right) : episepalar one dorsally, epipetalar one laterally, episepalar one ventrally (filament removed), and epipetalar one ventrally (filament removed). (A-G, *Poilane 32543* in P; H, *Poilane 31484* in P; I, *Poilane 6492* in P. — All ca. × 6).

In the mature fruits the placentas are clearly seen to be much longitudinally elongated protruding very slightly into the locules on low equally elongated stalks (Fig. 1,*I*). It is a matter of choice whether they should be termed stalked or subsessile and they approach the condition in some *Allomorphia* species in which it similarly is a matter of choice whether the placentas are termed subsessile or sessile, the latter being characteristic in that genus.

The crown lobes are only slightly accrescent and still are distinctly bidentate at maturity of the fruit.

In the mature fruit anastomosing vascular strands of the valves have enlarged and become prominent on the inside (Fig. 1, *I*), a feature which so far is not known elsewhere in the *Sonerileae*.

The name refers to the ribbed fruit *Allomorphia*-like at maturity (Fig. 1, *G*). Older stages of the fruit are not known.

Poilannammia incisa C. Hansen, *sp. nov.*

Lobis coronae ovarii longis, valde bidentatis, utroque eorum quasi ad dimidium findenti distincta.

Type : *Poilane 32543*, Indo-China, Annam, province du Darlac, massif du « Chu Yang Sinh » (holo-, P).

Much-branched shrub to 3 m high, with no other indumentum on any parts than usually sparse minute brown glands, or substellate modifications of these, when young, glabrescent when older. Stem slightly flat when young, terete when older; internodes 0.5-3.5 cm long. Petioles 1-2.2 cm long; blade 3.8-7.5 × 1.6-3.4 cm; base very broadly acuminate, apex acuminate, margin entire or very slightly bluntly dentate; 5-plinerved with inner pair of nerves diverging 1-3 mm above base. Inflorescence a terminal slightly compound thyrse subtended by a normal-sized pair of leaves, with a single short-pedicelled flower ending each of three short branches at the terminal node of main axis and its two long lateral branches, 3.5-5.5 cm long, wider than long; peduncle 1.3-1.8 cm long; bracts subulate, 0.5-1.5 mm long, caducous; pedicel 1.5-3 mm long in bud. Flowers (all observations from large bud and very young fruit) 4-merous. Hypanthium campanulate, slightly sulcate, ca. 3 × 2 mm, with very sparse minute brown glands. Sepals with conical thickening exceeding apex, 1-1.5 mm long. Petals ovate, rounded basally, acute apically, ca. 6 × 4 mm, slightly thick, white or very pale purple. Stamen 8, slightly dimorphic, unequal; anthers narrowly ovate, with a dorsal and two ventral appendages, pinkish; dorsal appendage in episepalar anthers wide, flat, triangular, pointed into a uni-seriate small hair and with a few such ones along margin also, basally passing into two lobes projecting forward and forming ventral appendages, connective slightly prolonged between sacs and appendages; appendages in epipetalar anthers similar in principle though apparently slightly different morphologically, connective hardly prolonged between anther and appendages. Ovary 4-locular, slightly longer than half the length of hypanthium and adnate to it for half its length, glabrous, crowned with four long deeply incised (bidentate) lobes tightly around style and exceeding hypanthium; placentas not vertically elongated, protruding into locules on narrow but stout stalks. Style glabrous. Fruits and seeds unknown. — Buds and flowers in April. — Fig. 2, *D*; 3, *A-G*.

Distribution and habitat : Vietnam (Fig. 2, *D*). On granite in old forest at 200 m altitude.

Specimens studied : *Poilane 32523*, Annam, prov. du Darlac, massif du « Chu Yang Sinh » (P); *Poilane 32543* (type).

Notes : *P. insisa* can be recognized by its conspicuously bidentate crown lobes which are relatively longer and far more deeply split than seen anywhere else in the *Sonerileae* (Fig. 3, *B*, *D*). They exceed the hypanthium in bud and can be distinctly seen to protrude in young fruits shortly after flowering.

The species has no indumentum other than minute brown glands or substellate modifications of these on young parts. The leaves are pale green below and dark green above. The inflorescence as described may also be helpful in recognizing *P. incisa*.

ACKNOWLEDGEMENTS : I wish to thank the Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (P), for having placed their herbarium material at my disposal, and Anne Fox MAULE for having translated the diagnoses into Latin.

REFERENCES

HANSEN, C., 1985. — Taxonomic revision of Driessenia (Melastomataceae). *Nord. J. Bot.* 5 : 335-352.

LAWRENCE, G. H. M., 1963. — *Taxonomy of vascular plants.* Eighth printing. New York.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, n° 3 : 273-288.

Sur la présence de deux *Cupressaceae*, *Neocallitropsis pancheri* (Carr.) Laubenf. et *Libocedrus austrocaledonica* Brongn. & Gris dans le massif du Paéoua et localités nouvelles de Gymnospermes en Nouvelle-Calédonie

T. JAFFRÉ, J.-M. VEILLON & J.-F. CHERRIER

Résumé : Quinze années après la parution de la Flore des Gymnospermes pour la Nouvelle-Calédonie et Dépendances, de nouvelles récoltes ont permis de mieux cerner la répartition des différentes espèces. Trois *Cupressaceae* que l'on croyait localisées au massif ultrabasique du Sud ont une aire de distribution disjointe ce qui constitue un argument supplémentaire pour leur attribuer le statut d'espèces reliques. Les conditions de milieu du peuplement de *Neocallitropsis pancheri* et de *Libocedrus austrocaledonica* récemment découverts dans la partie sommitale du massif de Paéoua sont analysées et l'intérêt scientifique de la découverte est souligné.

Summary : Fifteen years after the publication of the Gymnosperms in the « Flore de La Nouvelle-Calédonie et Dépendances », new collections show more precisely the distribution of various species. The disjunct distribution of three *Cupressaceae* formerly known only from the southern massif supports their status as relict species. The ecological conditions of recently discovered populations of *Neocallitropsis pancheri* and *Libocedrus austrocaledonica* on the summit of Mount Paéoua are analysed and the scientific interest of the discovery emphasized.

Tanguy Jaffré & Jean-Marie Veillon, Centre ORSTOM, B.P. A5, Nouméa, Nouvelle-Calédonie.
Jean-François Cherrier, C.T.F.T., B.P. 411, Nouméa, Nouvelle-Calédonie.

Aucune autre région du monde de superficie comparable ne possède autant de Gymnospermes que la Nouvelle-Calédonie (CHERRIER, 1980*a*). Leur classification est traitée par DE LAUBENFELS dans le 4ᵉ fascicule de la Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances (1972) qui reconnaît 44 espèces (toutes endémiques sauf un *Cycas*) réparties en 15 genres. Les observations forestières et les récoltes botaniques faites depuis la parution de cet ouvrage suggèrent peu de changements à la classification mais modifient considérablement pour certaines espèces la répartition géographique connue à l'intérieur du Territoire. Les découvertes les plus surprenantes concernent de petits peuplements localisés (jamais des arbres isolés) dans des secteurs déjà visités par des botanistes.

C'est le cas notamment de deux *Cupressaceae*, *Neocallitropsis pancheri* et *Libocedrus austrocaledonica*, découvertes dans la partie sommitale d'un massif péridoditique de la Côte Ouest, le Paéoua. Ceci fera l'objet de la première partie de cet article, puis l'ensemble des



Fig. 1. — Distribution des **Cupressaceae** en Nouvelle-Calédonie.

données récentes sur la répartition des autres Gymnospermes en Nouvelle-Calédonie sera passé en revue.

LE PAÉOUA, LOCALITÉ NOUVELLE POUR *NEOCALLITROPSIS PANCHERI* ET *LIBOCEDRUS AUSTROCALEDONICA*

1. Distribution géographique

Jusqu'à la découverte récente de *Libocedrus austrocaledonica* (*Harbulot in MacKee 43034*; *Veillon 6090*) et de *Neocallitropsis pancheri* (*Harbulot in MacKee 43027*; *Veillon 6073*) dans le massif du Paéoua, il était admis qu'exception faite de *Libocedrus yateensis* représenté à la fois dans le massif du Sud et dans quelques stations du Nord-Est du Territoire, les *Cupressaceae* de Nouvelle-Calédonie étaient localisées au grand massif péridotitique du Sud (Sud d'une ligne Thio-Bouloupari, Fig. 1).

Le massif du Paéoua étant situé à quelque 250 km au Nord-Ouest des localités actuellement connues pour *Libocedrus austrocaledonica* (Fig. 2) et *Neocallitropsis pancheri* (Fig. 3), ces espèces montrent une distribution nettement disjointe. Ceci confirme le caractère

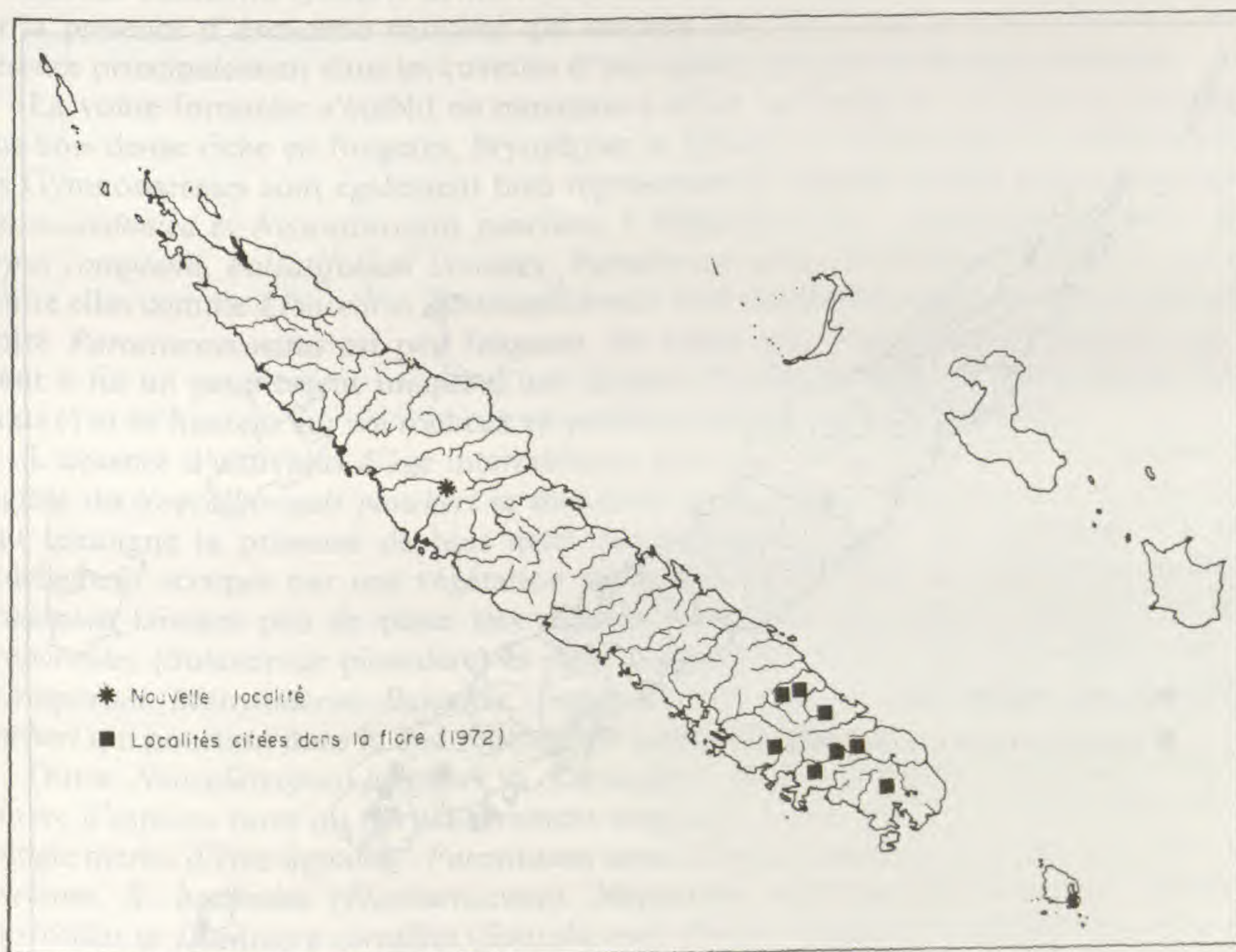


Fig. 2. — Répartition de **Libocedrus austrocaledonica** en Nouvelle-Calédonie.

relictuel de ces espèces qui auraient jadis eu une extension plus importante, occupant probablement des aires continues. Du fait de leur recul devant des espèces plus dynamiques, elles se retrouvent à l'heure actuelle cantonnées à des sites particuliers, véritables sites refuges, propices, en raison des conditions de milieu, à la survie des espèces archaïques peu compétitives, phénomène évoqué par AUBRÉVILLE (1964) au sujet des Gymnospermes australiennes et néo-calédoniennes.

L'intérêt de la découverte de ces deux espèces dans le massif du Paéoua a déjà été souligné par CHERRIER (1986) et la mise en réserve d'une zone située au-dessus de 1000 m autour du Mont Paéoua a été proposée.

Les caractéristiques floristiques et l'intérêt scientifique du secteur concerné sont ici précisés.

2. LA NOUVELLE LOCALITÉ, LE SITE

Il s'agit d'une zone située entre 1000 et 1142 m d'altitude, soumise à des précipitations qui, si on se réfère aux quantités de pluie enregistrées à cette altitude sur le massif proche de Boulinda (LATHAM & JAFFRÉ, 1976), oscillent entre 2500 et 3500 mm de pluie par an.

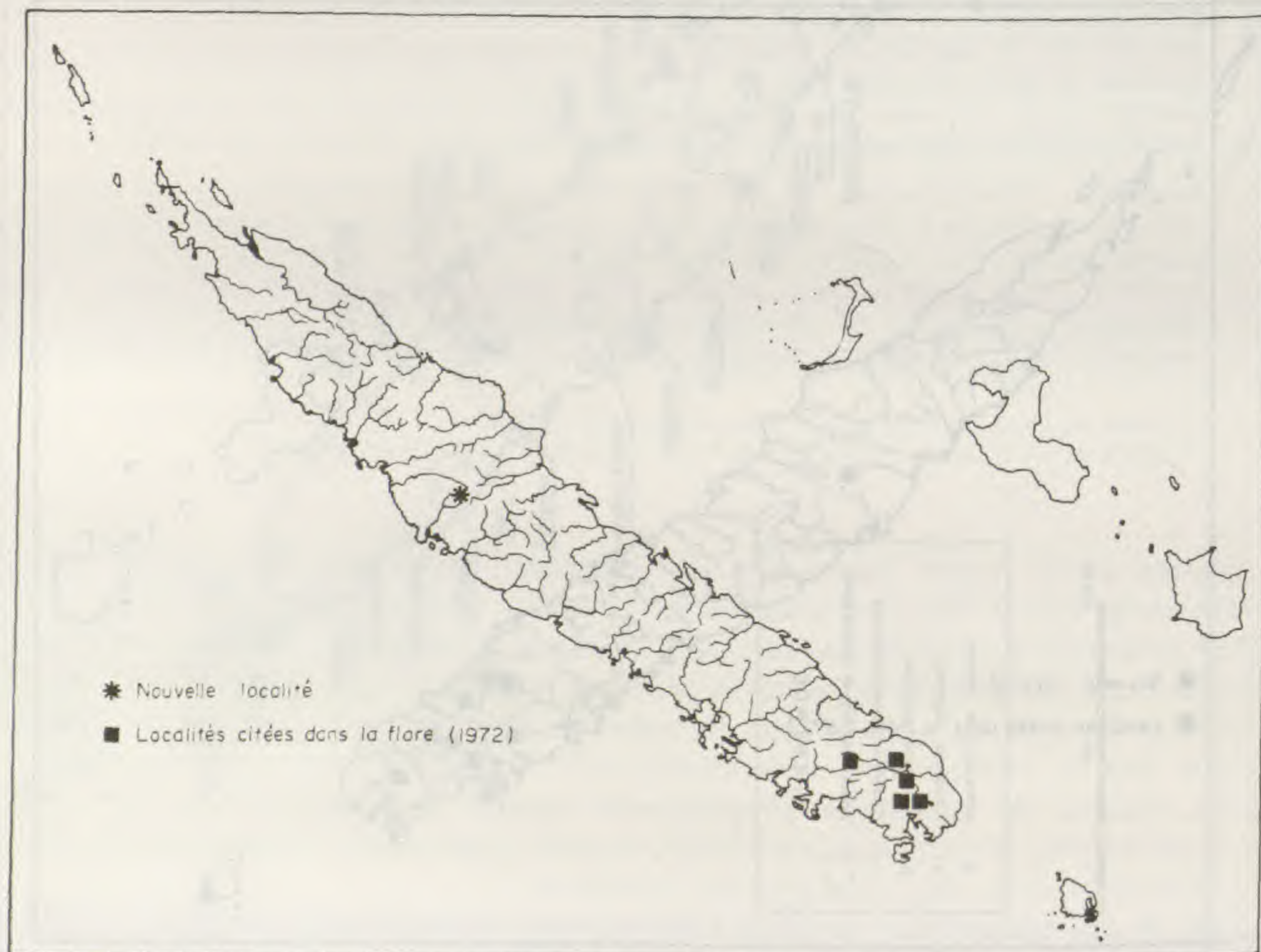


Fig. 3. — Répartition de **Neocallitropsis pancheri** (Carr.) Laubenf. en Nouvelle-Calédonie.

Le substrat géologique est constitué de péridotites et les sols qui en résultent sont pauvres en tous les éléments majeurs (P, K, Ca), à l'exception du magnésium, et peuvent contenir des quantités anormalement élevées de nickel, de chrome et de manganèse; en outre ils ont une faible capacité d'échange et sont fortement désaturés (pH inférieur à 5) (JAFFRÉ, 1980).

En forêt, les sols sont dotés d'un horizon humifère épais qui renferme à lui seul la quasi-totalité des éléments nutritifs du sol. C'est donc sur sa persistance que réside l'équilibre de la forêt (JAFFRÉ & LATHAM, 1974).

La zone peut être subdivisée en plusieurs unités phytoécologiques :

— Forêt de pente rocheuse sur blocs de péridotites et ranker organique, passant en position de crête à un faciès dominé par *Neocallitropsis pancheri* et forêt de plateau et de cuvette sur sol ferrallitique ferritique colluvial humifère.

— Maquis ligno-herbacé très dégradé sur sol ferrallitique ferritique remanié appauvri en matière organique, sur pente et en position de piémont.

La Forêt

Elle répond à la définition de la forêt dense sempervirente humide d'altitude donnée pour le Nouvelle-Calédonie (MORAT et al., 1980). Elle s'en différencie toutefois physionomiquement par la présence d'*Araucaria montana* qui surcime dans les 2 cas la voûte forestière et par la présence principalement dans les cuvettes d'une espèce grégaire *Nothofagus balansae*.

La voûte forestière s'établit en moyenne à 6-8 m sur pente et à 8-12 m en zone plane; le sous-bois dense riche en fougères, bryophytes et lichens ne montre pas de stratification nette. Les Gymnospermes sont également bien représentées (7 espèces comprenant outre *Libocedrus austrocaledonica* et *Neocallitropsis pancheri*, 5 *Podocarpaceae* : *Acmophyle pancheri, Decussocarpus comptonii, Falcatifolium taxoides, Parasitaxus ustus, Podocarpus sylvestris*). La plupart d'entre elles comme *Libocedrus austrocaledonica* sont disséminées dans la forêt de plateau; par contre *Parasitaxus ustus* est peu fréquent, de même que *Neocallitropsis pancheri* qui forme quant à lui un peuplement unique d'une dizaine d'individus âgés et d'une dizaine de jeunes plants (1 m de hauteur sur sol rocheux en position de haut versant et de crête).

L'absence d'individus d'âge intermédiaire dénote le faible dynamisme du peuplement. La fragilité de *Neocallitropsis pancheri* se manifeste aussi dans sa disparition, à la suite d'un feu dont témoigne la présence de bois mort partiellement calciné, sur une partie du sommet, actuellement occupée par une végétation secondaire formée par un tapis dense de *Pteridium esculentum* laissant peu de place aux espèces arbustives. On note la présence de *Duboisia myoporoides* (*Solanaceae* pionnière) et celle de quelques espèces de forêt rejetant de souche (*Pittosporum, Metrosideros, Baloghia...*) mais aucune trace de régénération de *Neocallitropsis pancheri* qui pourtant dans le Sud régénère en zone ensoleillée.

Outre *Neocallitropsis pancheri* et *Libocedrus austrocaledonica*, l'existence d'un certain nombre d'espèces rares ou particulièrement originales en raison de leurs propriétés ou de leur biologie mérite d'être signalée : *Parasitaxus ustus* (*Podocarpaceae*), *Xylosma inaequinervium, X. molestum, X. boulindae* (*Flacourtiaceae*), *Megastylys montana* (*Orchidaceae*), *Amphorogyne celastroides* et *Daenikera corallina* (*Santalaceae*), *Oxera oreophila* (*Verbenaceae*), deux expèces non encore décrites ni nommées appartenant aux genres *Hibbertia* (*Dilleniaceae*) et *Soulamea* (*Simaroubaceae*), *Stenocarpùs rubiginosus* (*Proteaceae*), *Medicosma verticillata* (*Rutaceae*).

Le maquis ligno-herbacé

Il s'agit d'une formation secondaire floristiquement appauvrie. La strate herbacée est constituée de *Cyperaceae* communes en Nouvelle-Calédonie (*Costularia nervosa, C. arundinacea, Lepidosperma perteres, Schoenus neocaledonicus*...) et de fougères grégaires (*Gleichenia dicarpa, Pteridium esculentum*). La strate arbustive, très lâche, comprend une majorité d'espèces rejetant de souche : *Baeckea leratii, Bikkia campanulata, Argophyllum ellipticum, Scaevola erosa, Osmanthus monticola*...). La plupart de ces espèces, endémiques à la Nouvelle-Calédonie, sont assez largement représentées sur l'ensemble du Territoire.

Ce maquis résulte de la destruction de la végétation forestière et d'une secondarisation de plus en plus poussée du tapis végétal sous l'action répétée des feux. L'évolution progressive de la végétation vers une formation arbustive qui pourrait par la suite évoluer vers de la forêt dense est remise en cause à chaque incendie.

Bien que ne présentant pas un intérêt scientifique majeur, puisque largement représenté par ailleurs en Nouvelle-Calédonie, ce maquis pourrait néanmoins, s'il était protégé, constituer une zone tampon propre à assurer une meilleure sauvegarde des formations forestières renfermant *Neocallitropsis pancheri* et *Libocedrus austrocaledonica*.

3. Intérêt de cette nouvelle localité

La découverte de *Libocedrus austrocaledonica* et de *Neocallitropsis pancheri* dans un secteur éloigné de leur aire principale confirme la nature relictuelle de ces espèces et constitue une information importante pour la compréhension de l'histoire et de la configuration actuelle du peuplement végétal de la Nouvelle-Calédonie.

Libocedrus austrocaledonica n'avait jusqu'à présent été signalé que dans le massif du Sud entre 500 et 1300 m d'altitude sous forme de petits arbustes de 1 à 2 m de hauteur. Dans le massif du Paéoua, il atteint une taille de 6 à 7 m et présente, bien qu'étant toujours à l'état dispersé dans la forêt, une plus forte densité.

Neocallitropsis pancheri est une espèce grégaire d'un genre monospécifique. Dans le massif du Sud, elle est distribuée en une dizaine de peuplements dont les 4 principaux recouvrent respectivement 122 ha à la Montagne des Sources, 17,5 ha à la Madeleine, 3,5 ha à la Plaine des Lacs, 0,5 ha à Yaté Sud (Cherrier, 1980*b*; Woltz & Cherrier, 1984). L'espèce est signalée sans spécimen témoin sur la crête entre la basse Tontouta et la basse Ouenghi (L. Lavoix, communication personnelle à J.-F. C.) mais le peuplement n'a pas été retrouvé. Elle se présente le plus souvent comme un petit arbre rameux de 2 à 8 m de hauteur, à tronc court dont la circonférence dépasse rarement 50 cm. Dans le massif du Sud elle a été l'objet d'une exploitation pour l'extraction, par distillation de son bois, d'une huile essentielle utilisée comme fixateur de parfum. Le peuplement de Paéoua, de surface très limitée, se différencie de ceux du Sud par une écologie plus nettement forestière. Il est situé à une altitude sensiblement plus élevée que celui de la Montagne des Sources qui se trouve entre 600 et 700 m, à une altitude nettement plus élevée que ceux de la Madeleine et de Yaté Sud (250 à 300 m). En outre, à la Montagne des Sources, *Neocallitropsis pancheri* croît à la fois sur péridotites et sur gabbros et à la Madeleine, comme pour les autres peuplements, sur sol ferrallitique ferritique plus ou moins cuirassé.

Dans les parties hautes du massif du Paéoua, la nature ultrabasique du substrat

géologique, la forte pluviométrie nécessaire au développement de milieux confinés réalisés en forêt dense humide d'altitude, l'exposition aux fortes insolations et aux vents violents, apparaissent comme autant de facteurs mésologiques propres à créer des conditions extrêmes, propices à la survie d'espèces reliques peu compétitives.

La survie d'espèces reliques comme *Neocallitropsis pancheri* et *Libocedrus austrocaledonica* demeure étroitement liée aux conditions de milieu, toute modification apportée par l'action humaine au tapis végétal est susceptible d'entraîner une rupture fatale aux espèces fragiles.

Les populations d'espèces rares rencontrées sur le Paéoua, loin de leur aire principale, méritent d'être sauvegardées non seulement pour leur donner une chance supplémentaire d'éviter le risque d'extinction totale mais aussi et peut-être plus encore dans le cas présent, pour préserver la diversité des potentialités génétiques qui ont pu se développer ou être conservées au sein des populations différentes, géographiquement isolées.

Le massif du Paéoua ayant été largement touché par l'exploitation minière, la protection d'un secteur somme toute restreint mais relativement riche floristiquement et renfermant un certain nombre d'espèces originales et d'espèces non encore totalement connues, revêt une importance indéniable du point de vue botanique et scientifique.

DONNÉES RÉCENTES SUR LA RÉPARTITION DES AUTRES GYMNOSPERMES EN NOUVELLE-CALÉDONIE

Même si la découverte de nouvelles localités de Gymnospermes ne bouleverse pas toujours la connaissance antérieure sur la répartition des différentes espèces, il est apparu intéressant, 15 ans après la parution de la Flore (DE LAUBENFELS, 1972) de faire état des nouvelles localités et de cartographier la répartition actuellement connue de quelques espèces. Chaque espèce sera traitée suivant l'ordre de la Flore.

1. LISTE DES ESPÈCES

Cycas circinalis L. : Quelques nouvelles stations sont signalées, toujours à basse altitude et en général près du littoral.

Austrotaxus spicata Compton : Le spécimen *Suprin 2263* vient du Mt Cantaloupai (950 m) non visité auparavant par des botanistes mais à l'intérieur de l'aire de distribution connue.

Dacrydium balansae Brongn. & Gris et **D. araucarioides** Brongn. & Gris : Il n'y a rien de nouveau à signaler pour ces espèces.

Dacrydium lycopodioides Brongn. & Gris était signalé par de nombreux spécimens du sommet du Mt Mou et quelques-uns du Mt Humboldt. L'espèce est très commune sur le Pic Comboui à 1200 m (*Veillon 4336*) et au Mt Ninga à 1300 m (*MacKee 31468*); elle existe aussi sur le Mt Nakada à 950 m (*MacKee 33930*). — Fig. 4.

Dacrydium guillauminii Buccholz : Une récolte récente (*MacKee 43052*) montre que l'espèce fait parfois un petit arbre de 6 m, pas seulement un buisson de 1-2 m comme indiqué dans la Flore, mais elle n'a été trouvée que sur les bords de la Rivière des Lacs et du Lac en Huit.

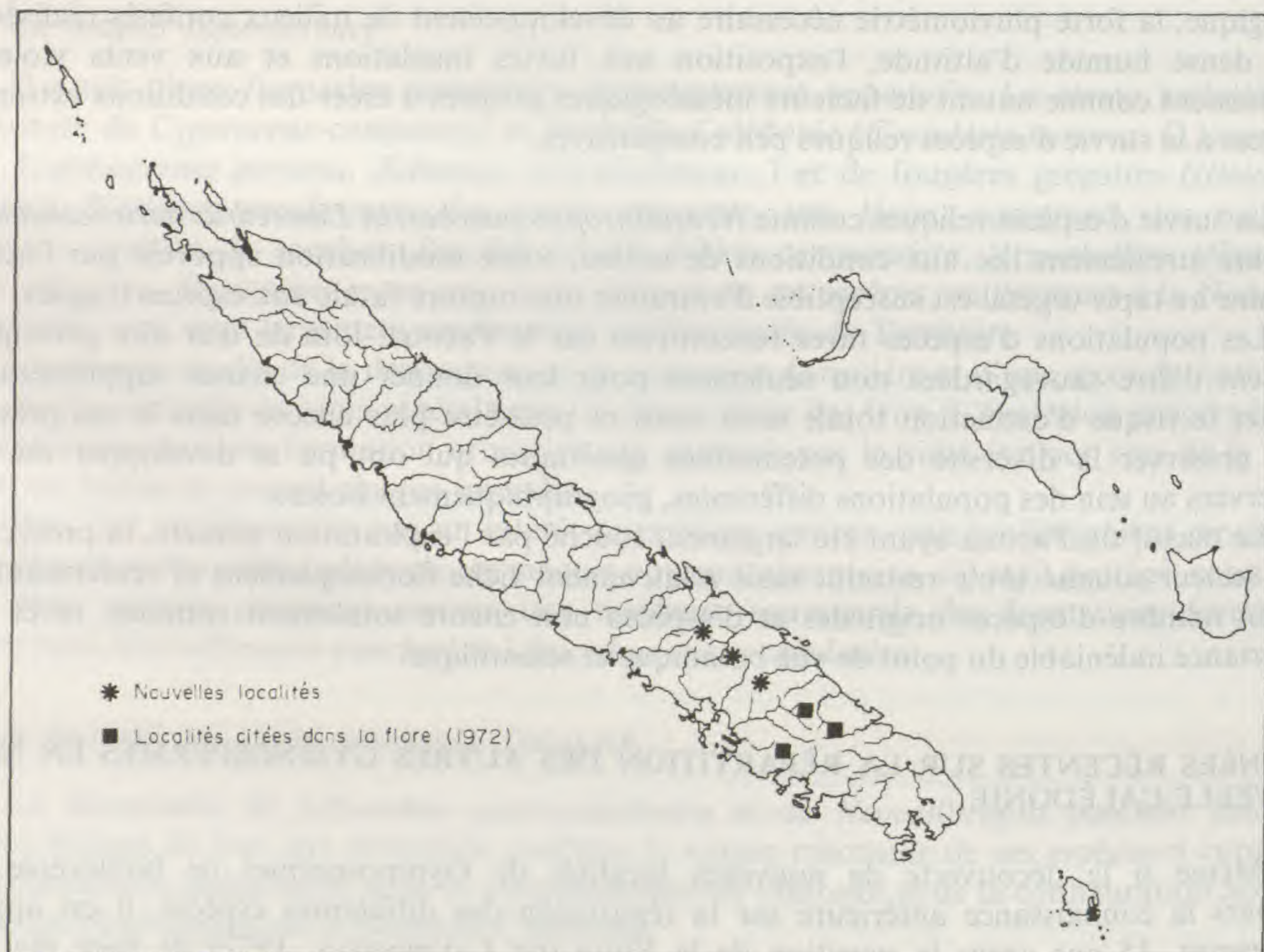


Fig. 4. — Répartition de **Dacrydium lycopodioides** Brongn. & Gris en Nouvelle-Calédonie.

Falcatifolium taxoides (Brongn. & Gris) Laubenf. est déjà cité dans la Flore des forêts humides de toute l'île; les nouvelles stations au Mt Cantaloupai, 900 m (*Suprin 2261*) et au Tchingou, 1000 m (*Veillon 6175*) méritent d'être signalées.

Dacrycarpus vieillardii (Parlat.) Laubenf. : La répartition connue, déjà large, n'est pas changée.

Acmopyle pancheri (Brongn. & Gris) Pilger : Quelques localités nouvelles sont à noter bien qu'elles ne changent pas l'aire totale de répartition : Mt Kouakoué, 1250 m (*Veillon 3286*); Mt Nékando, 1200 m (*Veillon 4330*); Mt Ninga, 1000 m (*Jaffré 1730*); Mé Jéjéhari (Bourail), 750 m (*MacKee 42552*); Mt Ouatilou, 900 m (*Veillon 5484*); Mt Tchingou, 750 m (*Morat 7621*), 800 m (*Veillon 6156*).

Parasitaxus ustus (Vieill.) Laubenf. : L'altitude maximale signalée paraît être 1250 m au Mt Humboldt (*MacKee 27501*); d'autres localités nouvelles : Mt Panié, 900 m (*Schmid 4201*); Mt Kouakoué, 980 m (*Morat 5682*); Tchingou, 1000 m (*Veillon 6176*).

Nageia comptonii (Buchholz) Laubenf., Blumea 32 : 211, 1987 (= *Decussocarpus comptonii* (Buchholz) Laubenf.) : L'aire déjà considérable montrée dans la Flore est étendue

vers le Nord-Ouest par une récolte au Mt Taom, 900 m (*MacKee 40376*) ; l'altitude maximale est portée au Mt Humboldt à 1600 m (*Hoff 2652*). D'autres localités nouvelles : Mt Kouakoué, 1300 m (*Morat 5976*) ; Mt Nékando, 1000 m (*Veillon 5659*) ; Mé Aoui, 850 m (*Cherrier in MacKee 39235*) ; Mt Aoupinié, 1000 m (*Suprin 1407*).

Nageia minor Carrière (= *Decussocarpus minor* (Carrière) Laubenf. ; cf. DE LAUBENFELS, Blumea 32 : 211, 1987) est connu seulement de stations très humides des environs de Yaté et Prony.

Prumnopitys ferruginoides (Compton) Laubenf. : Les localités nouvelles suivantes sont à noter : Mt Kouakoué, 1400 m (*Chevalier 15*, spécimen non cité dans la Flore) ; Mt Ninga, 1150 m (*Veillon 2666*) ; Mé Aoui, 850 m (*Cherrier in MacKee 39234*) ; Mt Cantaloupai, 900 m (*Suprin 2260*) ; Mt Panié, 900 m (*Schmid 4202*).

Podocarpus polyspermus Laubenf. est cité dans la Flore de plusieurs localités de la partie centrale de l'île. Une nouvelle localité a été trouvée à Povila (Poindimié), (*Cherrier in MacKee 33845*). Un peuplement dans la vallée de la Rade, au Nord de Koumac, représente cette espèce dans une localité éloignée des autres, sur schistes, à l'altitude de 50 m seulement (*MacKee 36492*).

Podocarpus longefoliatus Pilger a été récolté dans les nouvelles localités suivantes : Pic Comboui, 1150 m (*Veillon 5667*) et Mt Sindoa, 1200 m (*Veillon 5686*).

Podocarpus decumbens N. Gray est cité dans la Flore par plusieurs spécimens des environs de la Montagne des Sources et noté « signalé aussi au Mt Kouakoué ». Cette dernière localité est confirmée à 900 m (*Schmid 4270*).

Podocarpus sylvestris Buchholz : Les récoltes récentes ne changent pas pour l'essentiel la répartition connue, étendue légèrement vers le Nord : Haute Mayavetch, 500 m (*MacKee 25683*) et Tchingou, 1200 m (*Veillon 6165*).

Podocarpus lucienii Laubenf. : Les localités nouvelles suivantes complètent la répartition citée dans la Flore : Mt Kouakoué, 900 m (*Cherrier in MacKee 39660*) ; Mé Maoya, 1100 m, altitude la plus élevée notée pour l'espèce (*MacKee 40926*) ; Plateau de Tango, 500 m (*Veillon 4579*) ; Mt Mandjélia, 700 m (*McPherson 4062*).

Podocarpus novae-caledoniae Vieill. : Les nombreuses récoltes récentes ne déplacent pas la limite connue de l'espèce vers le Nord-Ouest. Il est toutefois à noter qu'elle ne se trouve pas toujours « le long des berges des rivières » comme indiqué dans la Flore. Elle est en effet souvent ripicole mais en bord de ruisseaux plutôt que de rivières et s'éloigne parfois de tout cours d'eau. Le peuplement de l'Ile des Pins, assimilé dans la Flore à une forme chétive de *P. sylvestris* Buchholz paraît représenter *P. novae-caledoniae* Vieill., comme le suggère GUILLAUMIN (1911), ce qui s'accorderait mieux à l'écologie des deux espèces sur la Grande Terre. GRAY (1958) associe aussi la plante de l'Ile des Pins à *P. novae-caledoniae*, dont elle a fait la variété *colliculatus*.

Podocarpus gnidioides Carrière : Quelques localités nouvelles sont à citer à l'intérieur de l'aire connue : Mt Kouakoué, 1480 m (*MacKee 39903*) ; Mt Nékando, 1050 m (*Veillon 5653*) ; Mt Ninga (*Sévenet 940*) ; Mt Sindoa, 1300 m (*MacKee 38255*).

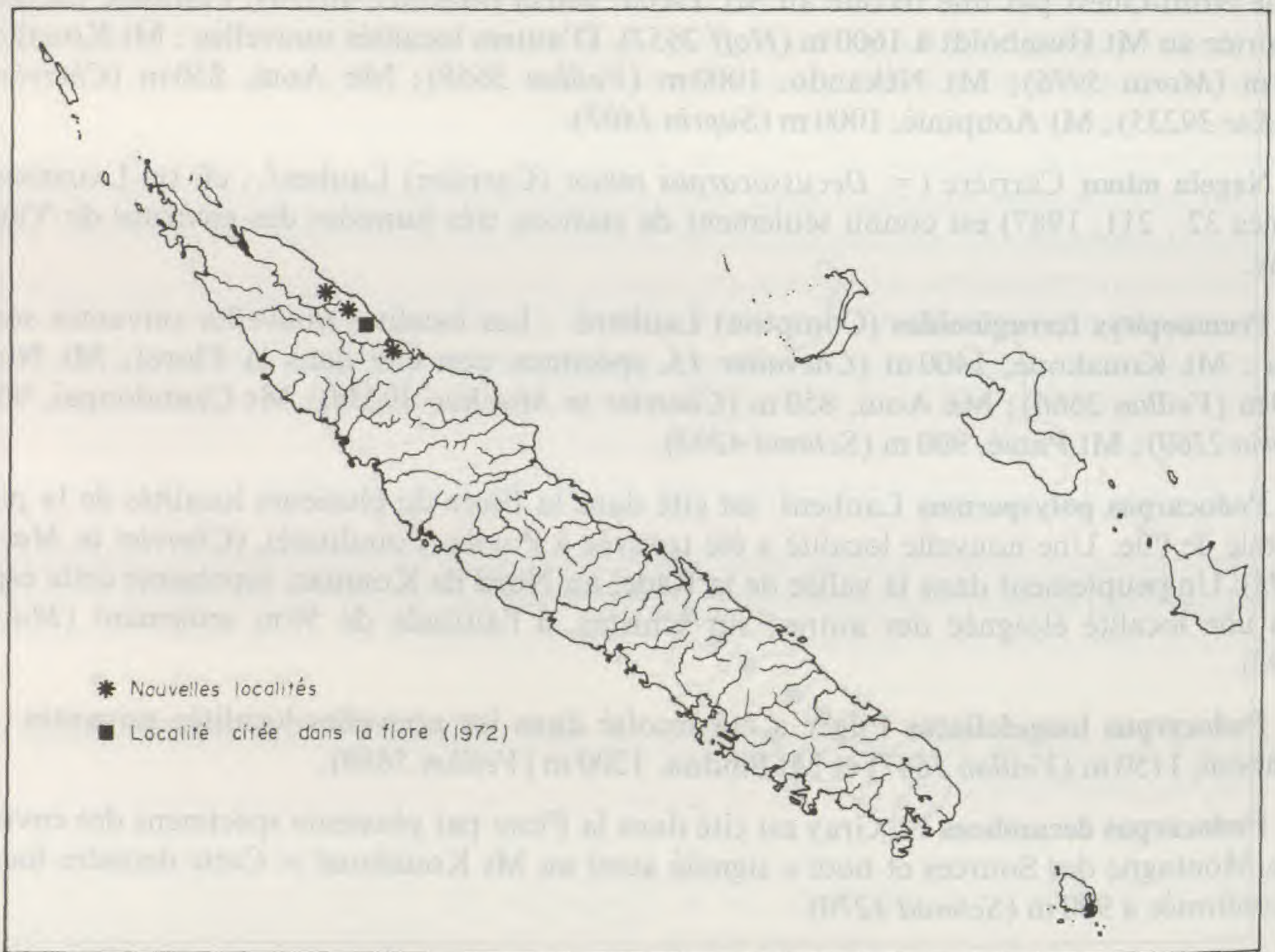


Fig. 5. — Répartition d'**Agathis montana** Laubenf. en Nouvelle-Calédonie.

Araucaria Juss. : La répartition des espèces néo-calédoniennes du genre est traitée de façon très détaillée par NASI (1981-82) qui cartographie tous les principaux peuplements à partir d'observations sur le terrain complétées par l'étude de photographies aériennes. Les résultats de cette étude confirment pour certaines espèces les limites montrées par la Flore tout en apportant des précisions supplémentaires sur les peuplements; en d'autres cas des extensions d'aire ou des renseignements nouveaux sont à noter.

Araucaria muelleri (Carrière) Brongn. & Gris : L'aire connue n'est pas modifiée.

Araucaria laubenfelsii Corbasson : Observé en abondance dans le massif du Kouakoué (CHERRIER et NASI).

Araucaria luxurians (Brongn. & Gris) Laubenf. : De beaux peuplements de grands arbres existent dans les vallées de quelques affluents de la Néra (Bourail), notamment celle de l'Arémo (*Talon in MacKee 35676*).

Araucaria biramulata Buchholz : Cette espèce, considérée d'abord comme une grande rareté extrêmement localisée dans la forêt du Mois de Mai (Haute Yaté), était déjà reconnue lors de la rédaction de la Flore dans des endroits très dispersés. Localités nouvelles : région de

Poro (observé par NASI) ; Massif du Kouakoué, 800 m (*Cherrier in MacKee 39702*) ; flanc Est du Pic du Pin (observé par CHERRIER).

Araucaria rulei F. Muell. : L'aire connue est prolongée vers le Nord-Ouest : Mt Taom, 900 m (*Veillon 5838*) et Tiébaghi, 350 m (*Jaffré 1435*).

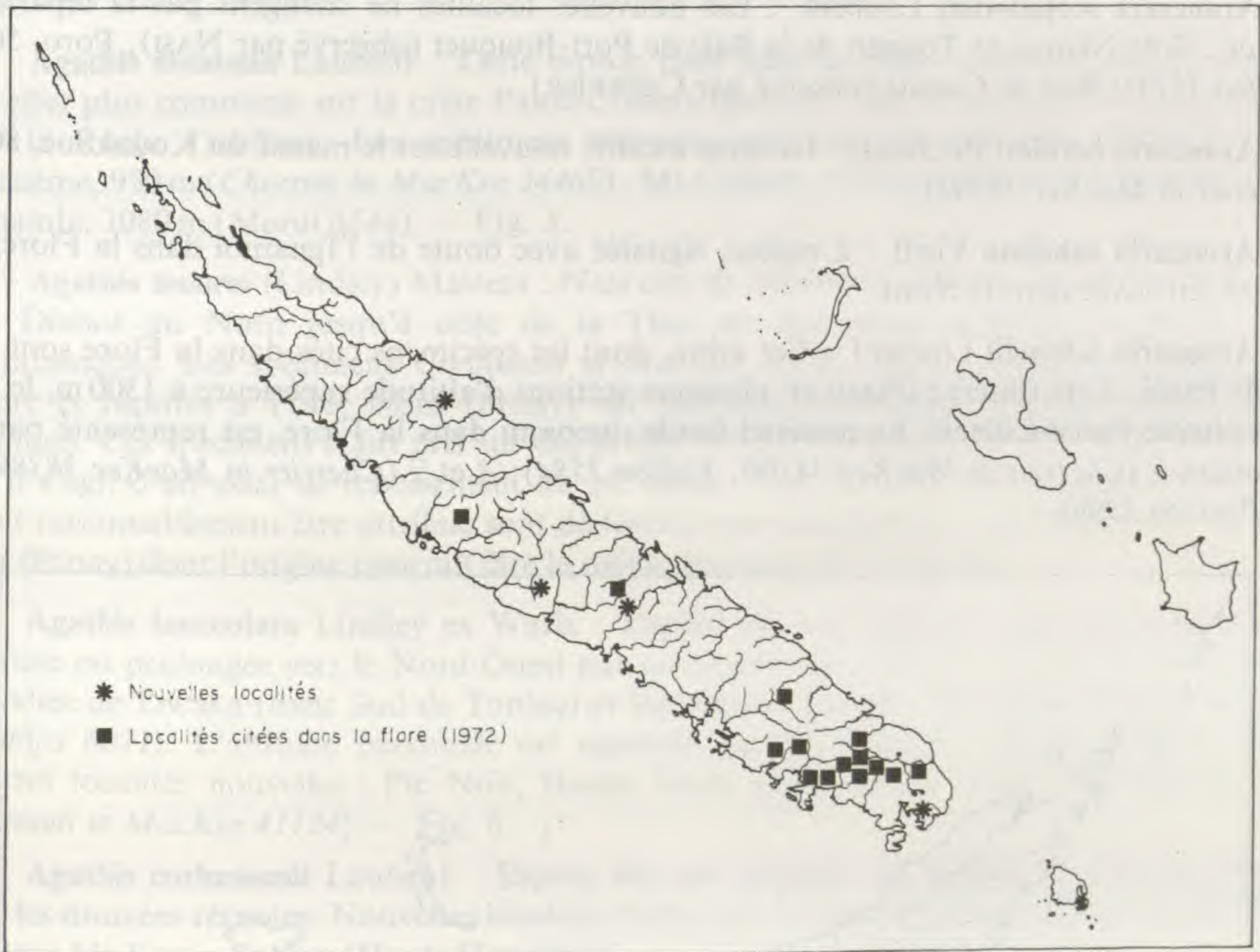


Fig. 6. — Répartition d'**Agathis lanceolata** Lindley ex Warb. en Nouvelle-Calédonie.

Araucaria montana Brongn. & Gris : Espèce bien nommée dominant des forêts montagnardes sur roches ultrabasiques partout sauf dans l'extrême Sud, et aussi sur schistes dans le Nord-Est. Un peuplement non signalé à 800-900 m sur le Mt Ouazangou est représenté par les spécimens *MacKee 39417* et *Papineau in MacKee 42617*. Le Spécimen *MacKee 26071*, de la partie Sud du Dôme de Tiébaghi, paraît être de cette espèce, ainsi que *MacKee 30370* et *Veillon 3710*, de l'île Art à 250 m. Les *Araucaria* de cette île, peu récoltés, mériteraient une étude supplémentaire.

Araucaria columnaris (Forster) Hook. : NASI (1981-82) note dans la vallée de la Néra de petites forêts de cette espèce, issues peut-être d'arbres plantés jadis et montrant une forte régénération naturelle (*Talon in MacKee 35677*). La petite forêt côtière de la Roche Percée (Bourail), représentée probablement par le spécimen *Balansa 2509b*, que la Flore indique comme cultivée, paraît plutôt être naturelle.

Araucaria nemorosa Laubenf. est toujours connu seulement de la localité type (Port Boisé).

Araucaria humboldtensis Buchholz : La seule nouvelle localité est le Mt Kouakoué, 1050 m, où l'espèce est abondante (*Cherrier in MacKee 39626*).

Araucaria scopulorum Laubenf. : Les nouvelles localités ne changent pas la répartition globale : îlots Némou et Toupeti de la Baie de Port-Bouquet (observé par NASI) ; Poro, 500 m (*Veillon 3114*) ; Baie de Canala (observé par CHERRIER).

Araucaria bernieri Buchholz : La seule localité nouvelle est le massif du Kouakoué, 800 m (*Cherrier in MacKee 39701*).

Araucaria subulata Vieill. : L'espèce, signalée avec doute de l'Ignambi dans la Flore, n'a pas été retrouvée dans le Nord.

Araucaria schmidii Laubenf. : Cet arbre, dont les spécimens cités dans la Flore sont tous du Mt Panié, a été observé (NASI) en plusieurs stations d'altitude supérieure à 1300 m, le long de la chaîne Panié-Colnett. Le matériel fertile, inconnu dans la Flore, est représenté par des spécimens ♀ (*Cherrier in MacKee 34190* ; *Veillon 3584*) ; ♂ et ♀ (*Cherrier in MacKee 38380*) ; ♂ (*McPherson 2399*).

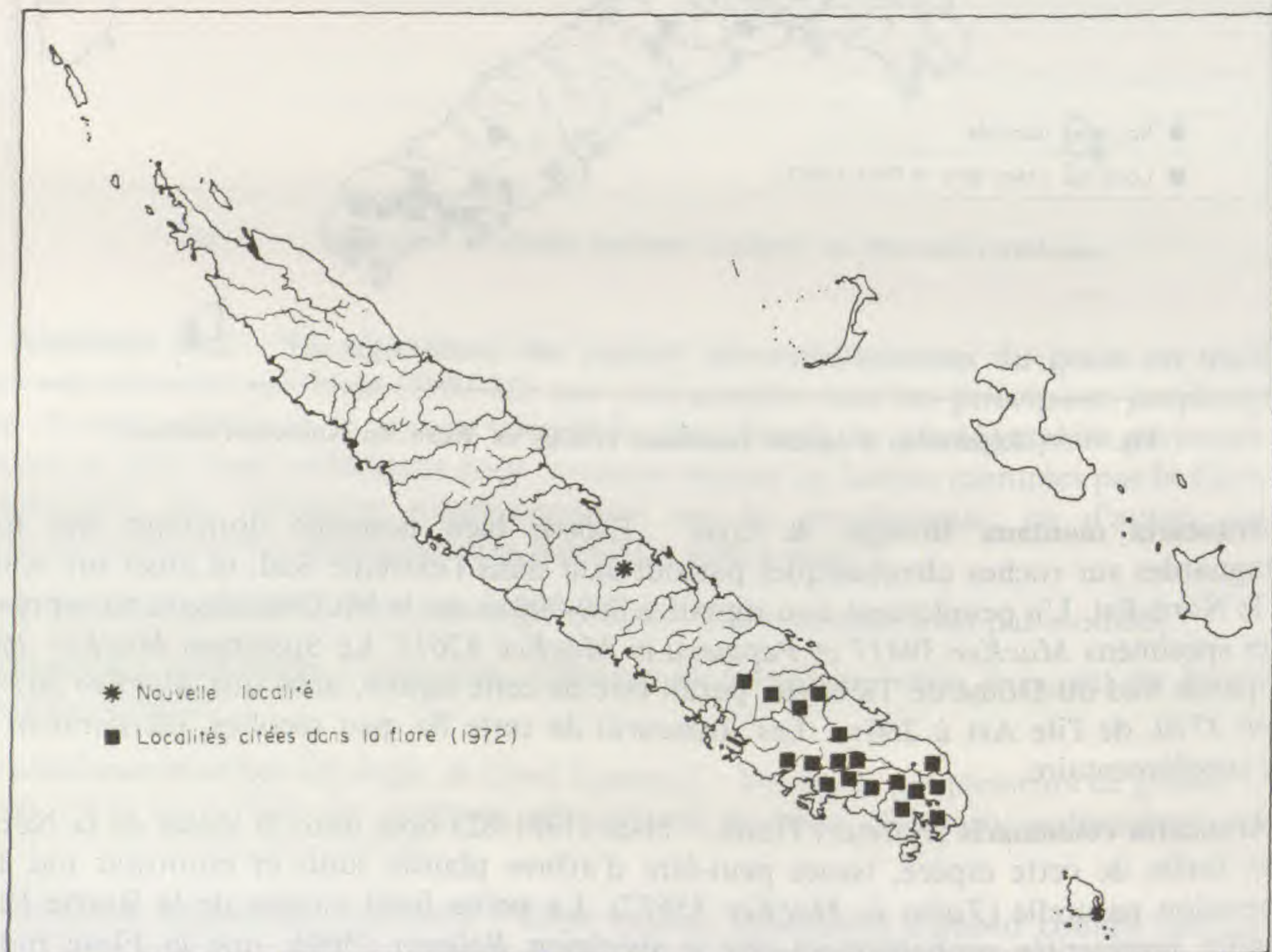


Fig. 7. — Répartition d'**Agathis ovata** (C. Moore) Warb. en Nouvelle-Calédonie.

Agathis Salisb. : On doit constater que malgré l'affirmation de GAUSSEN (1970) dont l'ouvrage fait autorité sur l'ensemble des Gymnospermes, aucun *Agathis* n'est indigène à l'Ile des Pins. Cette erreur tenace paraît remonter loin puisque MACGILLIVRAY (1854) a cru bon de la corriger en faisant remarquer que les pirogues en bois de kaori utilisées en cette île venaient en effet de la Grande Terre. NASI (1981-82) a étudié et cartographié les principaux peuplement d'*Agathis* sauf *A. ovata*.

Agathis montana Laubenf. : Cette espèce, citée dans la Flore seulement du Mt Panié, est en effet plus commune sur la crête Panié-Colnett-Ignambi ; elle existe aussi en faible quantité sur la Roche Ouaième. Les spécimens suivants indiquent de nouvelles localités : Roche Ouaième, 950 m (*Cherrier in MacKee 34469*) ; Mt Colnett, 1150 m (*Nasi in MacKee 40013*) ; Mt Ignambi, 1080 m (*Morat 6544*). — Fig. 5.

Agathis moorei (Lindley) Masters : NASI cite de nombreux sites de l'espèce entre la vallée du Diahot au Nord jusqu'à celle de la Thio au Sud, tous semblant éviter les roches ultrabasiques. Les spécimens *Corbasson in MacKee 18648, 18649, 18650*, sont cités dans la Flore et récoltés à Forêt Nord (Prony) sur substrat ultrabasique loin des autres localités connues. Ces spécimens étant pris sur des arbres visiblement alignés, il est permis de supposer qu'il s'agit d'un essai de reboisement du 19[e] siècle. Tous les spécimens auxquels un substrat peut raisonnablement être attribué sont de terrain non-ultrabasique, sauf *Cribs 1627* et *Le Rat 231* (Prony) dont l'origine pourrait être la même que ceux de *Corbasson*.

Agathis lanceolata Lindley ex Warb. : Espèce liée aux substrats ultrabasiques, son aire connue est prolongée vers le Nord-Ouest par un peuplement observé (CHERRIER et NASI) dans la vallée de Tiwaka (flanc Sud de Tonine) et légèrement au Sud : Mt Oungoné (Prony), 400 m (*Bamps 6071*). L'altitude maximale est reportée au Mé Maoya, 1100 m (*MacKee 40491*). Autres localités nouvelles : Pic Noir, Haute Toma (observé par NASI) ; Mé Maoya, 200 m (*Lenault in MacKee 41124*). — Fig. 6.

Agathis corbassonii Laubenf. : Espèce liée aux schistes, ses limites ne sont pas changées par les données récentes. Nouvelles localités (citées par NASI) : Flanc Sud-Ouest du Mt Arago ; secteur Mé Kanin-Sphinx (Haute Houailou).

Agathis ovata (C. Moore) Warb. : Son aire compacte et nettement délimitée dans le Sud est prolongée de façon inattendue par un peuplement isolé au Mt Ménazi (Kouaoua), 500 m (*MacKee 33415*). — Fig. 7.

Libocedrus yateensis Guillaumin : Est parmi les espèces dont les nouvelles localités sont les plus surprenantes. Les récoltes citées dans la Flore viennent pour la plupart d'un secteur très restreint de la Rivière Bleue de Yaté, la seule autre localité indiquée étant dans la vallée voisine de la Ouinnée. Deux nouvelles localités très éloignées sont maintenant connues. Les spécimens *Cherrier in MacKee 33847* et *33863*, sont d'un peuplement peu nombreux, à 600 m, sur une paroi presque verticale de la crête qui, à Povila, sépare la basse vallée de la Tchamba de celle d'un ruisseau côtier dans une zone de transition schistes-serpentines. Une station plus remarquable encore est signalée par le spécimen *Cherrier in MacKee 34105*, Roche Ouaième, 650 m (1977), pris sur un sous-arbuste de 50 cm, très tourmenté par le vent, en cônes femelles. Quelques petits affleurements serpentineux existent sur cette montagne mais le *Libocedrus* paraît y pousser sur les micachistes dont elle est presque totalement constituée. — Fig. 8.

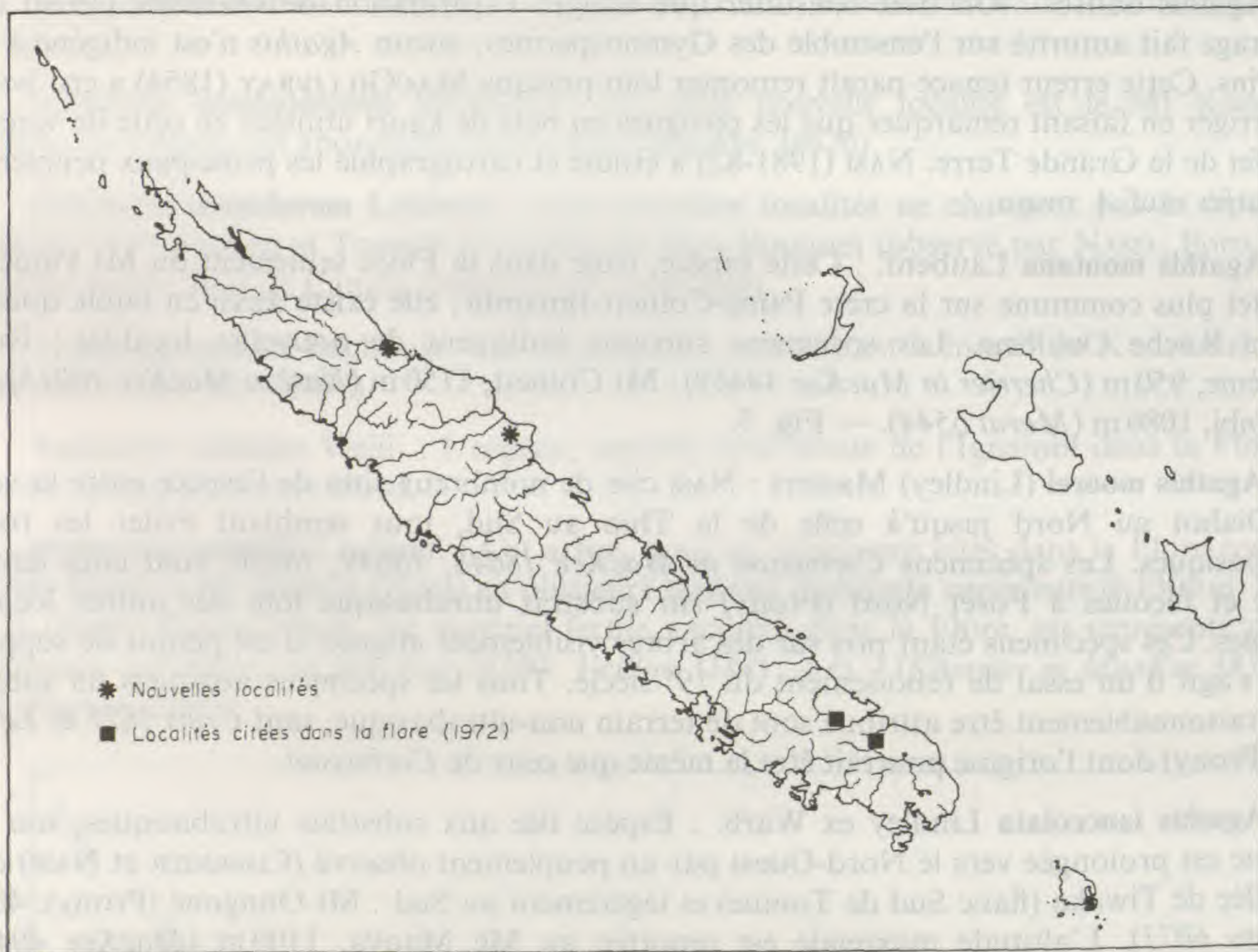


Fig. 8. — Répartition de **Libocedrus yateensis** Guillaumin en Nouvelle-Calédonie.

Libocedrus chevalieri Buchholz : Tous les spécimens cités dans la Flore viennent du sommet du Mt Humboldt. La plante est notée comme « signalée au sommet du Mt Kouakoué », localité confirmée par les spécimens *Chevalier 16*, récoltés en 1955 mais non cités dans la Flore et *MacKee 32411*, 1500 m.

Callitris sulcata (Parl.) Schltr. : N'est pas noté en dehors des localités indiquées dans la Flore.

Callitris neocaledonica Dümmer : A été récolté au Mt Kouakoué où, à 900 m, il atteint 15 m de hauteur et 1 m de diamètre (*Cherrier in MacKee 39612*) et, à 1480 m, 5 m de hauteur et 50 cm de diamètre (*MacKee 39908*). Autres localités nouvelles : crête Ngoye-Ni à 700 m (*MacKee 40062*) ; sources de la rivière Neuméni (Thio), observé par Cherrier.

2. Les Gymnospermes dans le massif du Kouakoué

Cet examen des nouvelles localités recensées pour différentes Gymnospermes met en lumière l'importance de ce groupe dans le Massif du Kouakoué qui, il y a 15 ans, demeurait encore peu prospecté. Aussi note-t-on la présence des espèces suivantes entre 800 et 1000 m :

Araucaria bernieri, Araucaria biramulata, Araucaria laubenfelsii, Parasitaxus ustus, Podocarpus decumbens, Podocarpus lucienii et de 10 autres au-dessus de 1000 m : *Acmopyle pancheri, Araucaria humboldtensis, Callitris neocaledonica, Dacrydium araucarioides, Decussocarpus comptonii, Falcatifolium taxoides, Libocedrus austrocaledonica, Libocedrus chevalieri, Podocarpus gnidioides, Prumnopitys ferruginoides.* Cet exemple illustre l'affinité de beaucoup de Gymnospermes néo-calédoniennes pour les sites altimontains.

CONCLUSION

La découverte depuis 15 ans de nombreuses localités nouvelles de Gymnospermes revêt un intérêt indéniable tant du point de vue scientifique pour une meilleure compréhension de l'histoire et de la signification de ce groupe en Nouvelle-Calédonie que du point de vue pratique pour la gestion immédiate (mise en valeur, protection, conservation) du patrimoine botanique du Territoire.

La découverte des nouvelles localités dont il est fait état ici pour plusieurs espèces montre, bien qu'aucune partie importante de l'île ne soit totalement inconnue botaniquement, la nécessité de poursuivre des prospections botaniques très serrées en Nouvelle-Calédonie. Celles-ci devront parfaire le recensement des peuplements souvent restreints d'espèces rares ou menacées ayant trouvé refuge dans des niches écologiques particulières dont l'existence est favorisée par le relief très accidenté et le compartimentage de la Grande Terre,

REMERCIEMENTS : H. S. MACKEE nous a communiqué de nombreuses informations et a bien voulu relire ce texte et y apporter maintes précisions et corrections. Nos remerciements s'adressent aussi aux Agents Forestiers Ch. HARBULOT (découvreur du nouveau site de *Neocallitropsis pancheri*), B. SUPRIN et M. LENAULT dont les récoltes botaniques sont une contribution au présent travail.

BIBLIOGRAPHIE

AUBRÉVILLE, A., 1964. — Les reliques de la flore des conifères tropicaux en Australie et en Nouvelle-Calédonie. *Adansonia*, sér. 2, 4 (1) : 481-492.

CHERRIER, J.-F., 1980*a*. — *Les Gymnospermes de Nouvelle-Calédonie*. Rapport Multigr., 13 pages.

CHERRIER, J.-F., 1980*b*. — *Neocallitropsis pancheri, famille des Cupressacées*. Rapport Multigr., 25 pages.

CHERRIER, J.-F., 1986. — *Proposition de protection du peuplement de Neocallitropsis pancheri du Paéoua*. Rapport Multigr., C.T.F.T., 9 pages.

GAUSSEN, H., 1970. — *Les Gymnospermes actuelles et fossiles*. Fascicules XI, chapitre XIV, Araucariacées : 80. Toulouse, Faculté des sciences.

GRAY, N. E., 1958. — A taxonomic revision of Podocarpus. The South Pacific species of Section Podocarpus, Subsection B. *J. Arnold Arbor*. 39 (4) : 432.

GUILLAUMIN, A., 1911. — Catalogue des plantes phanérogames de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances. *Ann. Mus. Colon. Marseille* 19 (3) : 64.

JAFFRÉ, T., 1980. — *Étude écologique du peuplement végétal des sols dérivés de roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie*. Trav. & Doc. ORSTOM, n° 124, 273 pages.

JAFFRÉ, T. & LATHAM, M., 1974. — Contribution à l'étude des relations sol-végétation sur un massif de roches ultrabasiques de la Côte Ouest de la Nouvelle-Calédonie : Le Boulinda. *Adansonia*, sér. 2, 14 : 311-336.

LATHAM, M. & JAFFRÉ, T., 1976. — *Note préliminaire sur la pluviométrie affectant un massif de la Côte Ouest de la Nouvelle-Calédonie : Le Boulinda*. Rapport Multigr., ORSTOM, 5 pages.

LAUBENFELS, D. J., DE, 1972. — *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances*. 4. Gymnospermes. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

LAUBENFELS, D. J., DE, 1987. — Revision of the genus Nageia. *Blumea* 32 : 209-211.

MACGILLIVRAY, J., 1854. — Letter from John MacGillivray, Esq., naturalist of HM surveying-ship « Herald », commanded by Captain Denham. *Journ. Bot.* 6 : 353-363.

MORAT, Ph., JAFFRÉ, T., VEILLON, J.-M. & MACKEE, H. S., 1981. — *Carte de la végétation de la Nouvelle-Calédonie au 1/1.000.000. Note explicative*. Atlas de la Nouvelle-Calédonie, O.R.S.T.O.M., Paris.

NASI, R., 1982. — *Essai pour une meilleure connaissance et une meilleure compréhension des Araucariacées dans la végétation calédonienne*. Thèse, École Nationale des Ingénieurs des travaux des Eaux et Forêts, Nogent-sur-Vernisson, 134 p. + annexe.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, n° 3 : 289-315.

Les stomates du genre *Brunfelsia* (*Solanaceae*)

M. GUYOT [1]

Résumé : Les différents types de stomates rencontrés dans les espèces du genre *Brunfelsia* sont décrits et utilisés en vue d'établir des relations interspécifiques en relation avec la biogéographie.

Summary : The different types of stomates encountered in the species of *Brunfelsia* are described and are used to establish interspecific relationships in connection with biogeography.

Michel Guyot, Laboratoire de Biologie cellulaire et végétale, Faculté des Sciences (Bât. Mirande), Université de Dijon, B.P. 138, 21004 Dijon cedex, France. Adresse actuelle : *École des Sciences, Université du Bénin, B.P. 1515, Lomé, Togo.*

Le genre *Brunfelsia* a été l'objet de revues récentes par PLOWMAN (1973, 1979) qui a proposé, à partir de l'étude d'une quarantaine d'espèces, de distinguer 3 sections : la section *Brunfelsia* dont le type est *B. americana* L., la section *Franciscea* dont le type est *B. uniflora* (Pohl) D. Don, la section *Guianenses* dont le type est *B. guianensis* Benth.

Ces distinctions, fondées sur des données de morphologie florale, sont en accord avec la distribution géographique de ces espèces; la section *Brunfelsia* se rencontre dans les îles Caraïbes; la section *Guianenses* prédomine dans le bassin de l'Amazone et les Guyanes; la section *Franciscea* dans les Andes, le centre et le sud du Brésil.

Dans une étude préliminaire des stomates de la famille des *Solanaceae* (BESSIS & GUYOT, 1973, 1979) nous avions étudié l'épiderme d'un échantillon rapporté à *B. calycina* = *B. pauciflora* (Cham. & Schlecht.) Benth. dans lequel nous avions observé des stomates paracytiques mésogènes tels que nous les avons décrits chez les Ombellifères (GUYOT, 1966, 1971*a*).

En raison de l'intérêt des types stomatiques que nous avions démontré dans l'étude de certains genres, en relation avec la biogéographie (GUYOT, 1971*b*), nous avons pensé intéressant de réaliser une étude analogue sur le genre *Brunfelsia*.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Des portions de feuilles d'échantillons d'herbier sont portées à l'ébullition quelques minutes. Des lambeaux d'épiderme de leur face inférieure sont ensuite prélevés et montés dans de l'eau après traitement à l'hypochlorite de Na. Des dessins et des photographies sont alors réalisés et la taille des stomates mesurée à l'aide d'un micromètre oculaire.

1. Assistance technique : Josette RELOT.

DÉFINITIONS

Les stomates.

Dans un premier temps les stomates observés ont été rapportés aux types stomatiques rencontrés chez les Ombellifères et décrits sommairement dans la figure 1.

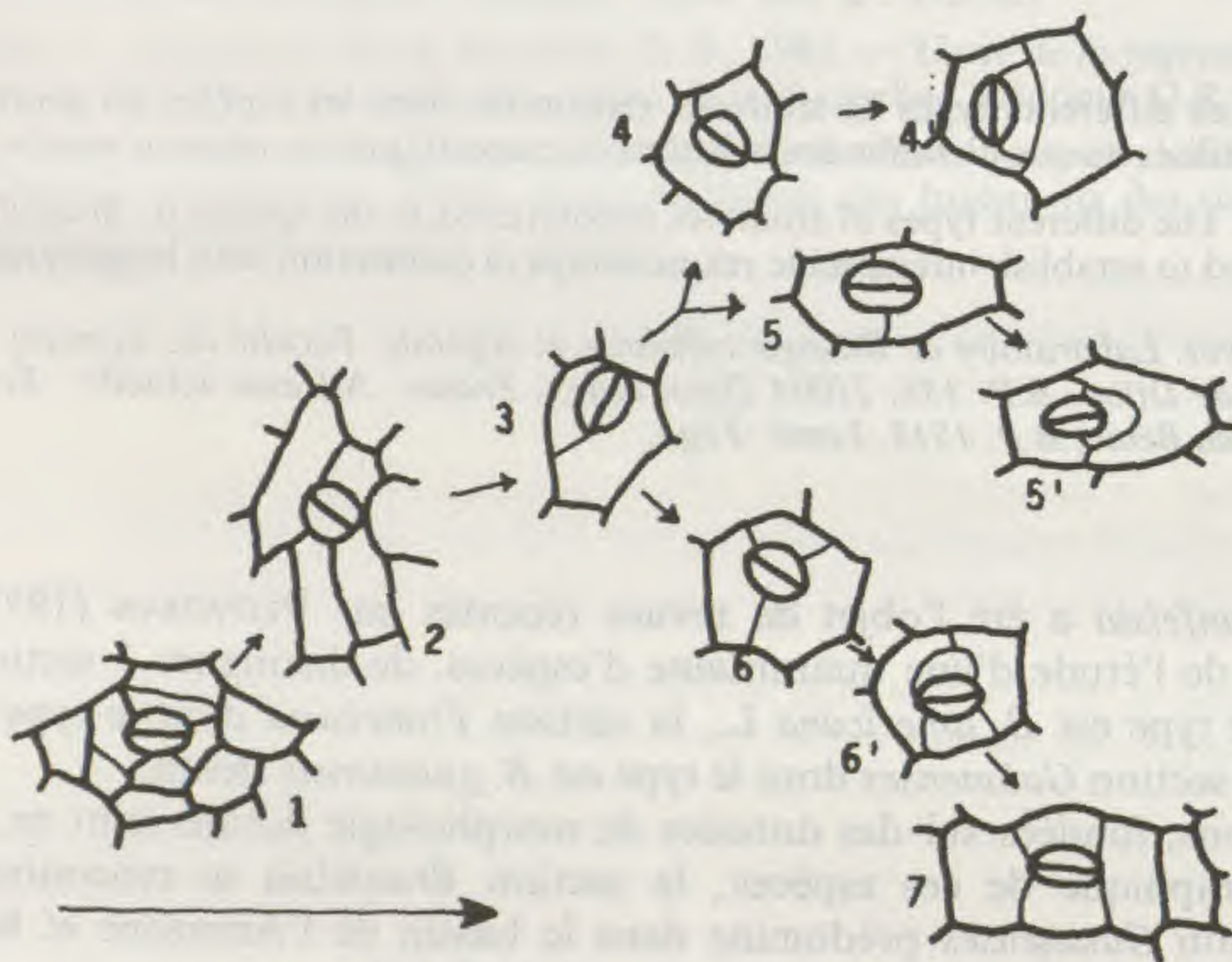


Fig. 1. — Les différents types de stomates sont représentés schématiquement : **1**, stomate anomocytique périgène ; **2**, stomate anomocytique mésopérigène ; **3**, stomate anisocytique mésopérigène ; **4**, **4'**, stomates bicytiques paracytiques ; **5**, **5'**, stomates bicytiques diacytiques ; **6**, stomate anisocytique mésogène ; **6'**, stomate tétracytique rattachable au type anisocytique ; **7**, stomate tétracytique. (Le sens de l'évolution des types stomatiques est indiqué par des flèches).

Il est apparu nécessaire de compléter cette figure par des types intermédiaires s'intercalant à l'état adulte entre les types principaux anisocytique mésopérigène (3), paracytique mésogène (4) et (4'), anisocytique mésogène (6) et (6'). — Fig. 2.

Les variations ne sont pas toutes indiquées sur cette figure, car il existe encore des formes intermédiaires entre des types voisins.

N'ayant pu réaliser d'études ontogéniques il ne nous est pas possible d'établir de relations autres que morphologiques entre ces types.

Il existe aussi des stomates généralement plus gros que les autres, aux cellules voisines souvent recloisonnées, d'aspect anomocytique, correspondant aux stomates les premiers formés qui n'ont pas été représentés sur cette figure.

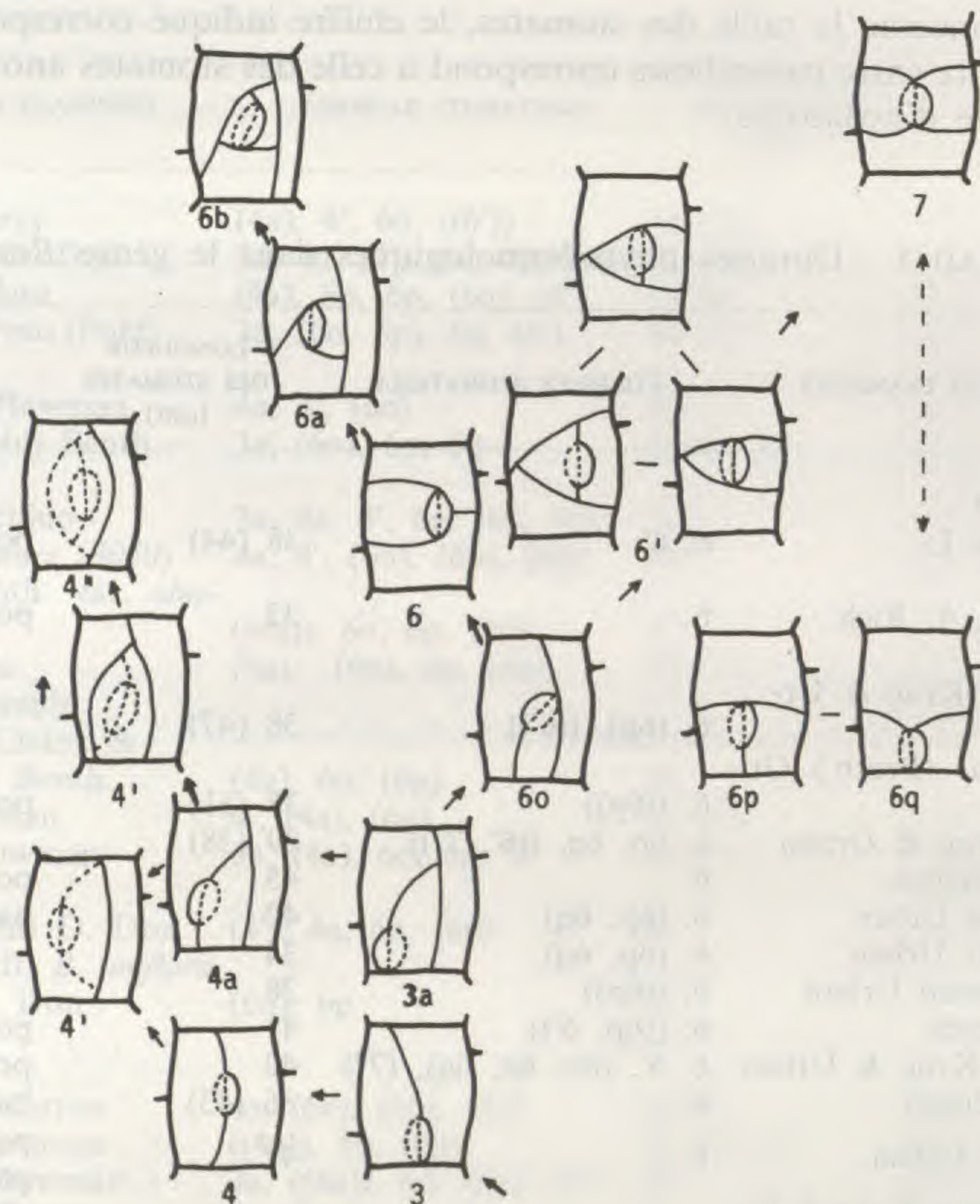


Fig. 2. — Principales variations des types stomatiques rencontrées dans le genre **Brunfelsia**. En - - - - sont indiqués les divisions paraméristiques (PAYNE, 1979).

Les poils.

Nous avons observé plusieurs types de poils : *poils sécréteurs capités, poils tecteurs courts* ou *longs unisériés, poils tecteurs unisériés ramifiés*. Comme nous n'avons travaillé que sur des feuilles adultes conservées en herbier, les observations que nous avons réalisées ont obligatoirement un caractère fragmentaire et doivent être utilisées avec prudence.

RÉSULTATS PHYTODERMOLOGIQUES

Nous avons rapporté dans un tableau le résumé des observations que nous avons pu recueillir (Tableau 1).

Les types stomatiques rencontrés sont indiqués par *une formule stomatique* dans laquelle un chiffre entre parenthèses indique une fréquence relativement faible pour le type considéré, une double parenthèse indiquant une représentation exceptionnelle (GUYOT et al., 1980).

En ce qui concerne la taille des stomates, le chiffre indiqué correspond à la longueur maximale; le chiffre entre parenthèses correspond à celle des stomates anomocytiques jouant sans doute le rôle d'hydatodes.

TABLEAU 1 : Données phytodermologiques dans le genre *Brunfelsia*.

Nº D'ORDRE (cf. carte répartition)	ESPÈCES EXAMINÉES	FORMULE STOMATIQUE	LONGUEUR DES STOMATES (µm)	TRICHOMES ET PARTICULARITÉS ÉPIDERMIQUES
	Section ***Brunfelsia***			
1	*americana* L.	6, 6′	38 (44)	poils tecteurs et peu rami fiés
2	*cestroides* A. Rich.	6	32	poils glandulaires et tec teurs longs
3	*densifolia* Krug & Urban	6, (6p), ((6′))	38 (47)	
4	*jamaicensis* (Benth.) Griseb.	6, ((6p))	38 (51)	poils glandulaires
5	*lactea* Krug & Urban	6, 6p, 6q, ((6′, 7?))	29 (38)	
6	*linearis* Ekman	6	45	poils glandulaires
7	*macroloba* Urban	6, (6p, 6q)	42	parois épaisses
8	*maliformis* Urban	6, (6p, 6q)	34	
9	*membranacea* Urban	6, ((6p))	28	
10	*nitida* Benth.	6, ((6p, 6′))	41	poils (?)
11	*picardae* Krug & Urban	6, 6′, (6o, 6p, 6q), (7?)	42	poils longs glandulaires
12	*plicata* Urban	6	36 (43)	bases de poils
13	*plurifolia* Urban	6	47	poils glandulaires parois épaisses
14	*portoricensis* Krug & Urban	6	40	poils glandulaires
15	*shaferi* Britt. & Wils.	6	38	parois épaisses
16	*splendida* Urban	6	38 (49)	parois épaisses
17	*undulata* Swartz	6, ((6p)), ((6′))	38 (51)	poils glandulaires
	Section ***Franciscea***			
18	*australis* Benth.	3a, ((4a, 4′)), 6o, (6p, 6q, 6′)	42 (47)	poils glandulaires
19	*bahiensis* Benth.	((4a)), 6o, 6p, 6q	36	poils tecteurs longs
20	*sp.* aff. *hydrangeiformis*	((4a)), 6o, 6p, 6q	36	poils (?)
21	*boliviana* Plowman	3a, ((4a)), 6o, (6p), 6q, (6′)	43	poils (?) poils longs face supérieure
22	*boliviana* Plowman	(6o), ((6p)), 6q	40 (45)	
23	*bonodora* (Vell.) Macbr.	(4a), 6o, (6p, 6q), (6′)	35 (38)	poils tecteurs courts poils glandulaires
24	*brasiliensis* (Spreng.) Smith & Downs	((4′)), 6o, (6p)	38	poils ramifiés poils glandulaires
25	*brasiliensis* var. *macrocalyx* (Dusén) Plowman	(4a), 6o, (6p, 6q), 6′	38	
26	*chiricaspi* Plowman	(4′), 4a, 6o, (6p)	30 (34)	poils glandulaires
27	*cuneifolia* J. A. Schmidt	(4a, 4′), 6o, (6p)	36	poils tecteurs longs

N° d'ordre (cf. carte répartition)	Espèces examinées	Formule stomatique	Longueur des stomates (μm)	Trichomes et particularités épidermiques
28	*dwyeri* D'Arcy	(4a), 4', 6o, ((6'))	44 (51)	
29	*grandiflora* D. Don	3a, 4a, (4'), 6o, 6p, (6q)	32-35	poils glandulaires
30	aff. *grandiflora*	(4a), 6o, 6p, (6q), (6')	36-38	poils (?)
31	*hydrangeiformis* (Pohl) Benth.	3a, (6o, 6p), 6q, (6')	40 (47)	courts, fourchus, glandulaires
32	*imatacana* Plowman	4a, 4', (6o)	45	glandulaires
33	*latifolia* (Pohl) Benth.	3a, (6o), 6p, 6q	38-43 (47)	glandulaires, courts fourchus-hydatodes
34	*mire* Monachino	3a, 4a, 4', 6o, (6p, 6q)	32	glandulaires
35	*sp.* aff. *B. mire* (*8050*)	4a, 4', (6o), (6p), (6q)	40	glandulaires et longs
36	*obovata* Benth. var. *obovata*	((4a)), 6o, 6p, (6q)	47	glandulaires et longs
	var. *coriacea* J. A. Schmidt	(4a), (6o), 6p, (6q)	42 (57)	glandulaire et longs hydatodes
37	*pauciflora* (Cham. & Schlecht.) Benth.	(4a), 6o, (6p)	38	
38	*pilosa* Plowman	4', (4a), (6o)	38 (47)	poils glandulaires et longs
39	*rupestris* Plowman	3a, (4a), 6o, 6p, 6'	58 (67)	poils glandulaires longs et courts
40	*uniflora* (Pohl) D. Don	(4'), 4a, 6o, (6p)	47	glandulaires et tecteurs
41	*bolivia sp.* aff. *B. uniflora* (Pohl) D. Don	(6o), 6p	38	
Section	***Guianenses***			
42	*amazonica* Morton	4a, (6o), (6p), (6q)	42-47	glandulaires
43	*burchellii* Plowman	((4a)), 6o, (6q)	44 (47-51)	glandulaires
44	*chocoensis* Plowman	3a, ((4a)), 6o, (6p), (6')	38	glandulaires
45	*clandestina* Plowman	3a, ((4a)), 6o, 6p	35	
46	*guianensis* Benth.	((4a)), 6o, (6q)	38-42	glandulaires
47	*martiana* Plowman	3a, 4a, 6o, (6p)	36	

I. Les types stomatiques.

Les divers types rencontrés appartiennent essentiellement au type anisocytique mésogène ou à ses dérivés.

1. **Les types anisocytiques mésogènes.**

Ils correspondent à des stomates entourés de 3 cellules compagnes issues d'une même cellule méristémoïde.

— *Le type anisocytique mésogène typique 6* (Fig. 3, *1*).

Il est représenté par des stomates dans lesquels la plus petite cellule compagne est en position latérale par rapport au stomate, les deux autres cellules ayant leur cloison commune perpendiculaire au stomate.

Ce type est représenté très majoritairement chez toutes les espèces de *Brunfelsia* des îles Caraïbes. Il est particulièrement net chez *B. plicata, B. jamaicensis* (Fig. 5, *D*; 6, *F*). Il n'est qu'exceptionnellement présent chez les espèces de *Brunfelsia* d'Amérique du Sud.

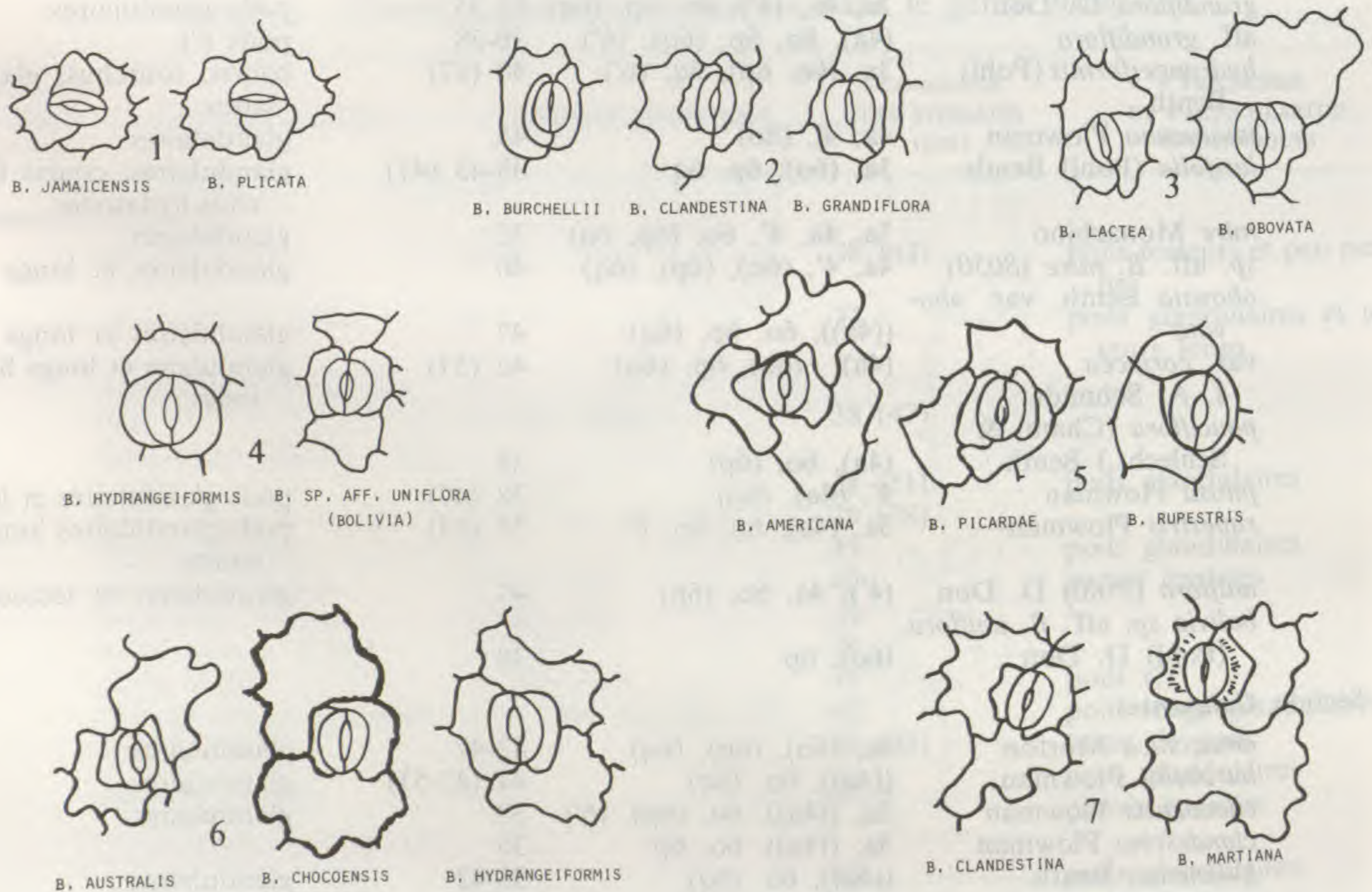


Fig. 3. — Stomates de **Brunfelsia** : **1**, stomates anisocytiques mésogènes typiques 6; **2**, stomates anisocytiques mésogènes à cellules parallèles 6o; **3**, stomates anisocytiques mésogènes à cellules en croix 6p: **4**, stomates anisocytiques mésogènes à cellules en croix 6q, d'aspect tétracytique; **5**, stomates anisocytiques mésogènes tétracytiques 6′; **6**, stomates anisocytiques mésogènes tétracytiques 6′ rattachables à d'autres types 3a ou 6q; **7**, stomates anisocytiques mésopérigènes 3a (la cellule polaire ne semble pas être issue de la division de la cellule méristémoïde).

— *Le type anisocytique mésogène à cellules parallèles 6o* (Fig. 3, *2*).

Dans ce type les 3 cellules compagnes sont en position subparallèle, c'est-à-dire que la médiatrice de l'ostiole les coupe toutes les trois. Ce type n'est présent que chez *B. picardae* parmi les espèces des îles Caraïbes; mais il est présent chez toutes les espèces d'Amérique du Sud, bien qu'avec une fréquence très variable : très majoritaire chez *B. dwyeri, B. burchellii, B. guianensis, B. clandestina, B. cuneifolia, B. bonodora, B. australis, B. grandiflora*; il est abondant encore chez *B. brasiliensis, B. chiricaspi, B. chocoensis, B. martiana, B. uniflora, B. sp.* aff. *hydrangeiformis, B. mire, B. imatacana, B. pilosa*; il est rare chez *B. hydrangeiformis, B. boliviana, B. latifolia, B. obovata, B. rupestris, B. sp.* aff. *uniflora* (Bolivia).

— *Les types anisocytiques mésogènes à cellules en croix 6p et 6q* (Fig. 3, *3, 4*).

Dans ces types, deux cellules compagnes latérales au stomate sont facilement reconnaissables; la troisième est placée perpendiculairement en position polaire. Le développement correspond au type paracytique trilabrate (BAHADUR et al., 1971) dans lequel la cellule polaire, première cellule formée à partir de la cellule méristémoïde, ne peut être distinguée des autres cellules épidermiques.

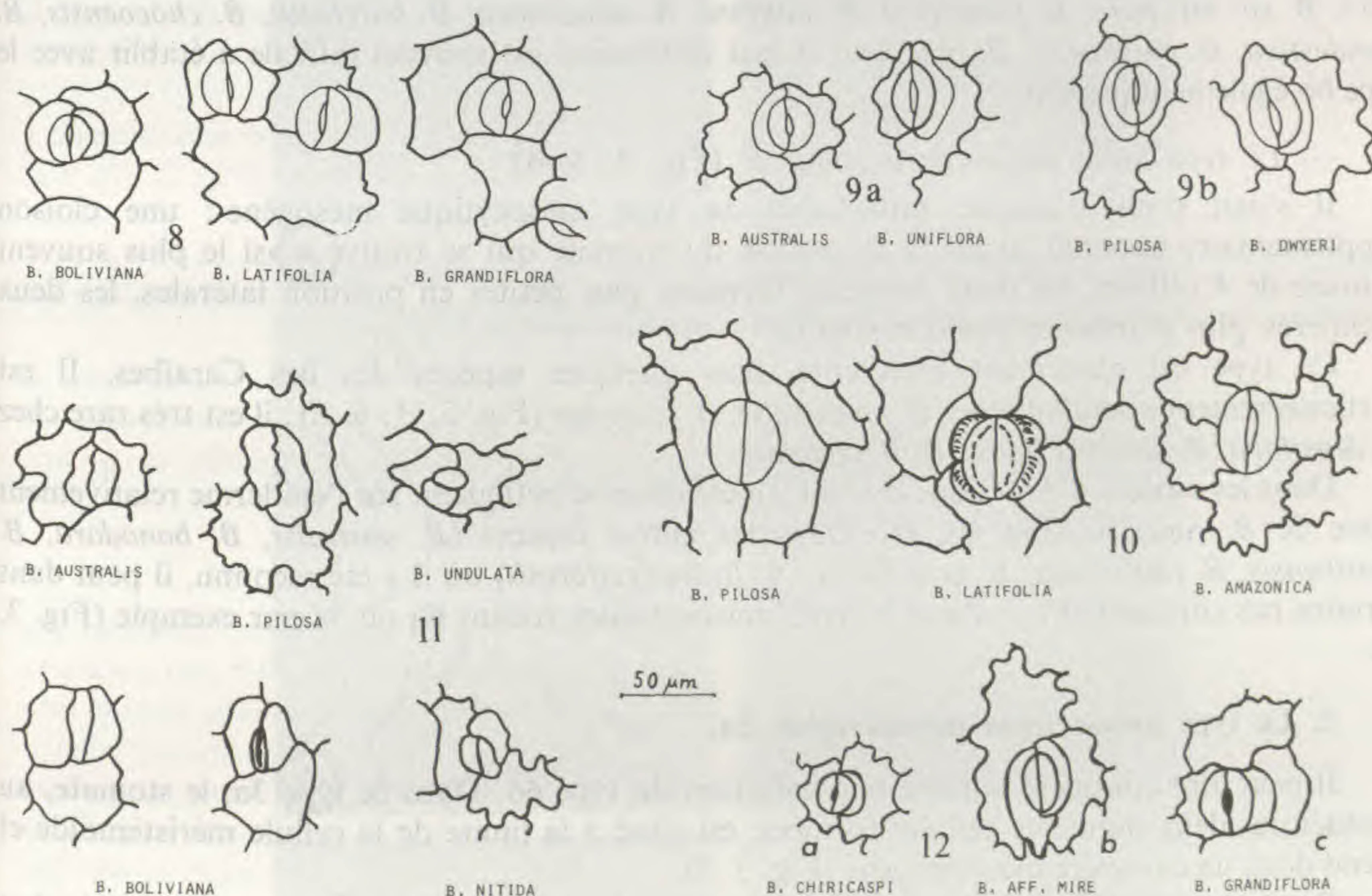


Fig. 4. — Stomates de **Brunfelsia** : **8**, stomates au caractère ambigu, mésogène ou mésopérigène; **9a**, stomates paracytiques 4a (le stomate de *B. uniflora* est encore anisocytique mésogène); **9b**, stomates paracytiques 4′; **10**, stomates anomocytiques; le stomate de *B. latifolia* indique un net recloisonnement, parallèle au stomate d'une des cellules voisines; les cellules stomatiques elles-mêmes apparaissent ornementées; **11**, divers arrêts de division des cellules méristémoïdes ou de différenciation de cellules stomatiques; **12**, stomates de types intermédiaires ou incertains.

Nous avons noté dans ce type deux variations généralement mêlées, correspondant l'une à des stomates plus courts que les cellules compagnes latérales 6p, l'autre à des stomates aussi longs 6q. Dans ce dernier cas les stomates prennent souvent l'aspect de stomates tétracytiques 7 bien que leur développement soit, en fait, sans doute mésopérigène comme dans le type 3a décrit plus bas, puisque l'une des cellules polaires est alors une cellule épidermique banale. La présence de stomates 6p peut être indiquée dans un certain nombre d'espèces des îles Caraïbes : rares chez *B. membranacea, B. jamaicensis, B. nitida, B. undulata*, ils sont

abondants, 6p, 6q, chez *B. densifolia, B. lactea* (Fig. 5, *C, E*; 6, *B*), *B, maliformis*, et chez *B. americana, B. picardae* où existent de nombreux stomates anisocytiques tétracytiques 6′.

De nombreuses espèces d'Amérique du Sud possèdent à la fois des stomates 6p et 6q. Ils sont abondants chez *B. bahiensis, B. sp.* aff. *hydrangeiformis, B. boliviana, B. hydrangeiformis* (Fig. 9, *B*), *B. latifolia, B. obovata, B. rupestris, B. sp.* aff. *uniflora* (Bolivia) (Fig. 10, *B*), les stomates 6q étant les plus représentés chez *B. hydrangeiformis* et *B. sp.* aff. *uniflora* (Bolivia) dont les stomates ont souvent un aspect tétracytique.

Ils sont moins abondants chez *B. bonodora, B. brasiliensis, B. chiricaspi, B. cuneifolia, B. mire, B. sp.* aff. *mire, B. pauciflora, B. uniflora, B. amazonica, B. burchellii, B. chocoensis, B. clandestina, B. guianensis, B. martiana* et leur distinction est souvent difficile à établir avec le type 6o également présent.

— *Le type anisocytique tétracytique 6′* (Fig. 3, *5, 6*).

Il s'agit d'une variante rattachable au type anisocytique mésogène : une cloison supplémentaire apparaît avant la formation du stomate qui se trouve ainsi le plus souvent entouré de 4 cellules, les deux dernières formées, plus petites en position latérales, les deux premières, plus grandes en position polaire.

Ce type est clairement représenté dans quelques espèces des îles Caraïbes. Il est particulièrement abondant chez *B. americana, B. picardae* (Fig. 5, *A* ; 6, *E*) ; il est très rare chez *B. densifolia, B. nitida* (Fig. 6, *D*), *B. undulata*.

Dans les espèces d'Amérique du Sud il a été observé nettement sur l'épiderme relativement jeune de *B. rupestris* (Fig. 10, *D*). Dans les autres espèces (*B. australis, B. bonodora, B. brasiliensis, B. chocoensis, B. grandiflora, B. hydrangeiformis*) où il a été reconnu, il peut dans certains cas correspondre à d'autres types anisocytiques voisins 6q ou 3a par exemple (Fig. 3, *6*).

2. **Le type anisocytique mésopérigène 3a.**

Il peut être considéré comme une variation du type 6o. Dans ce type 3a, le stomate, au contact des deux dernières cellules formées, est situé à la limite de la cellule méristémoïde et prend donc un caractère mésopérigène (Fig. 3, *7*).

Des exemples de stomates anisocytiques mésopérigènes 3a ont été souvent observés chez *B. chocoensis, B. clandestina, B. martiana* (Fig. 11, *C, D, F*), plus rarement chez d'autres espèces où leur distinction d'avec les stomates 6q et 6′ sur les épidermes adultes est impossible parfois : *B. australis, B. boliviana, B. brasiliensis, B. grandiflora, B. hydrangeiformis, B. latifolia, B. mire, B. rupestris*, etc., ce qui explique que la formule stomatique ne les mentionne pas toujours (Fig. 4, *8*).

3. **Les types paracytiques.**

— *Le type paracytique bicytique simple 4.*

Il ne paraît pas être représenté dans le genre *Brunfelsia.*

— *Les types paracytiques 4a et 4′ dérivés du type anisocytique mésogène* (Fig. 4, *9*).

Ces types peuvent être considérés comme variations du type anisocytique mésogène 6o. Comme dans ce type, les 3 cellules issues de la cellule méristémoïde sont parallèles mais le

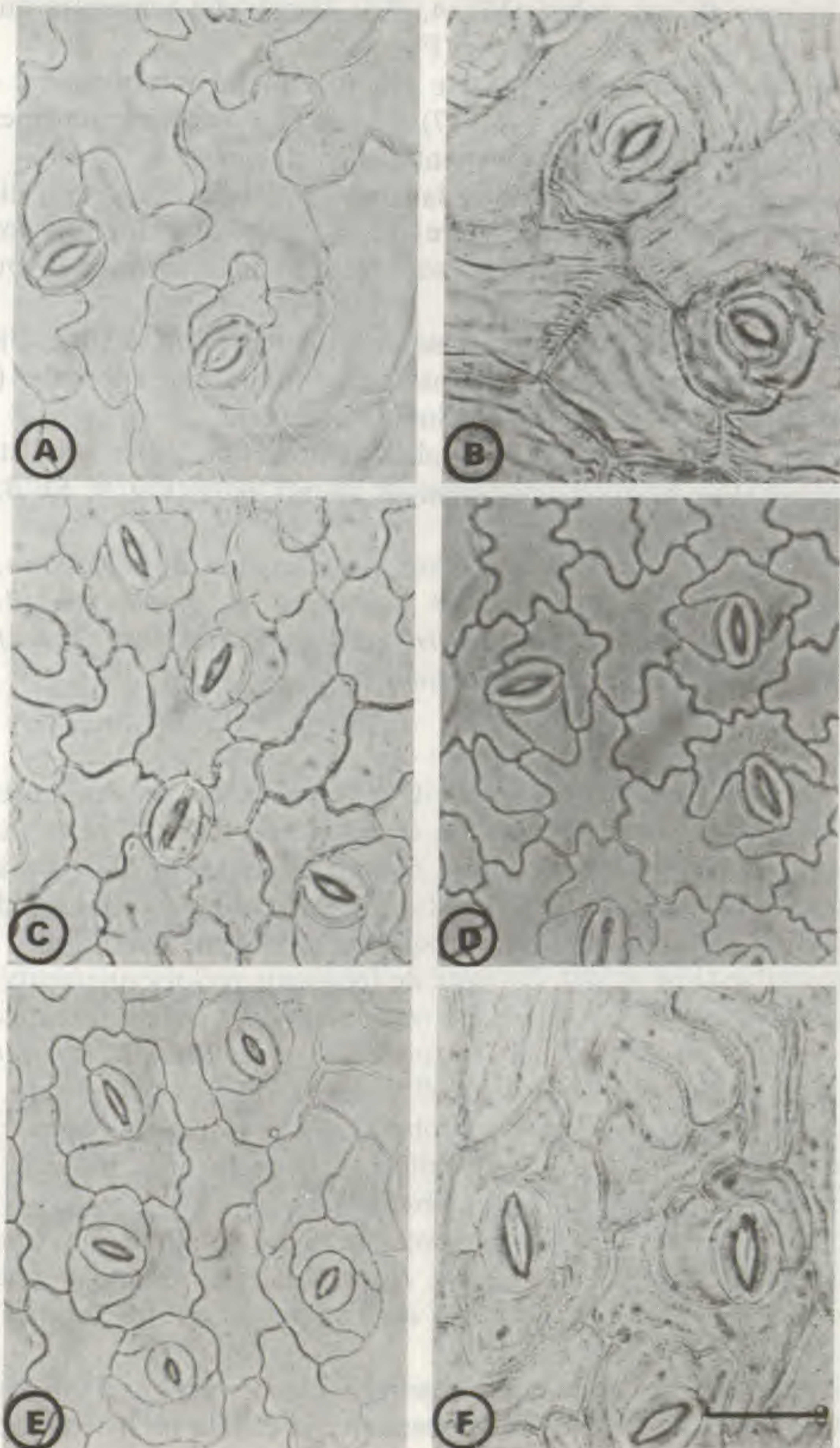


Fig. 5. — Stomates de **Brunfelsia** : **A**, *B. americana* ; **B**, *B. cestroides* ; **C**, *B. densifolia* ; **D**, *B. jamaicensis* ; **E**, *B. lactea* ; **F**, *B. linearis*. (Le trait d'échelle représente 50 μm).

stomate est au contact des deux dernières cellules formées qui sont en position de cellules compagnes latérales. Lorsque la paroi séparant ces cellules rencontre en un point seulement la première cloison le type 4a est réalisé (Fig. 4, *9a*); lorsqu'elle rencontre en 2 points cette première cloison, c'est le type 4′ qui est réalisé (Fig. 4, *9b*).

Le type 4a a déjà été décrit par PAYNE (1970) comme intermédiaire entre les types anisocytique et paracytique. HUMBERT (1977) l'a obtenu expérimentalement à partir de stomates anisocytiques mésogènes par traitement à la colchicine.

Il apparaît clairement que les types 6o et 4a sont très voisins et que leur distinction repose seulement sur la position de la cellule mère du stomate sur la 2[e] cloison de la cellule méristémoïde. Il en résulte que ces deux types sont fréquemment associés et souvent difficiles à distinguer l'un de l'autre.

Aucune espèce des îles Caraïbes ne présente de stomates paracytiques. Un seul stomate a été observé chez *B. undulata*; on peut le considérer comme une anomalie (Fig. 7, *D*). Par contre de nombreuses espèces d'Amérique du Sud en possèdent.

Les stomates paracytiques 4′ les plus abondants s'observent mêlés à des stomates 4a, chez *B. chiricaspi*, *B. dwyeri* (Fig. 8, *F*), *B. imatacana*, *B. sp.* aff. *mire* (Fig. 9, *F*), *B. pilosa* (Fig. 10, *C*), *B. uniflora* (Fig. 11, *7*).

Les stomates du type 4a sont abondants chez *B. amazonica*, *B. grandiflora*, *B. martiana*, *B. mire*; ils sont présents chez *B. bahiensis*, *B. bonodora*, *B. brasiliensis*, *B. chocoensis*, *B. cuneifolia*, *B. guianensis*, *B. obovata*, *B. rupestris* mais sont rares chez *B. australis*, *B. sp.* aff. *hydrangeiformis*, *B. clandestina*, *B. latifolia*, *B. pauciflora*.

4. **Les types anomocytiques et anormaux.**

En plus des types qui viennent d'être décrits et auxquels on peut rapporter l'essentiel des stomates des différentes espèces de *Brunfelsia* étudiées, mention doit être faite des premiers stomates formés, jouant très probablement le rôle d'hydatodes et qui paraissent devoir être rapportés au type anomocytique périgène, c'est-à-dire sans aucune cellule épidermique voisine distinguable des autres, ou au type anomocytique mésopérigène, c'est-à-dire avec une cellule compagne reconnaissable (Fig. 4, *10*). On note de fréquents recloisonnements dans les cellules voisines du stomate. De tels stomates ont été rencontrés chez de nombreuses espèces des îles Caraïbes comme d'Amérique du Sud : *B. amazonica*, *B. americana*, *B. boliviana*, *B. densifolia*, *B. grandiflora*, *B. hydrangeiformis*, *B. latifolia*, *B. obovata*, *B. pilosa*, *B. plicata*, *B. portoricensis*, *B. rupestris*, *B. uniflora*, *B. sp.* aff. *uniflora* (Bolivia), *B. burchellii*, *B. guianensis* et ils existent probablement chez d'autres espèces car la situation particulière sur le limbe et le faible nombre de ces stomates les rendent parfois difficiles à observer.

Dans de nombreux cas des recloisonnements parallèles au stomate ont pu être remarqués dans les cellules voisines. Parfois aussi chez *B. latifolia* par exemple, une ornementation particulière peut être notée à leur niveau, qui mériterait d'être étudiée de façon plus approfondie (Fig. 4, *10*).

Il faut aussi indiquer que dans de très nombreuses espèces ont pu être observées des figures de stomates arrêtés dans leur développement; la cellule méristémoïde a subi alors un certain nombre de divisions sans qu'à leur issue se différencie une cellule mère de stomates. De telles figures confirment le type de développement des stomates normaux qui ne peut être suivi sur des épidermes adultes (*B. australis*, *B. boliviana*, *B. nitida*, *B. pilosa*, *B. shaferi*, *B. undulata* par exemple). — Fig. 4; 7, *E*; 8, *A*.

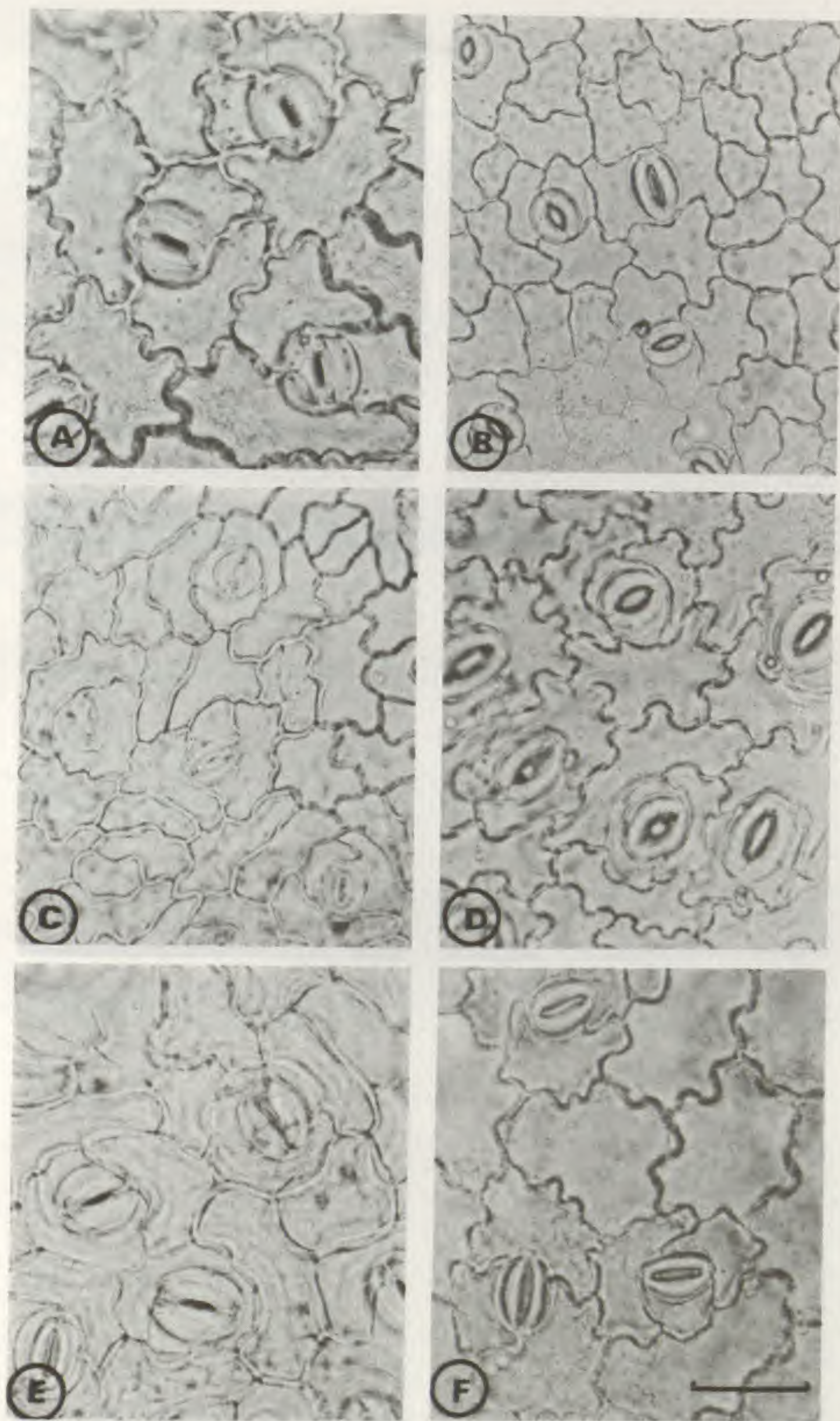


Fig. 6. — Stomates de **Brunfelsia** : **A**, *B. macroloba*; **B**, *B. maliformis*; **C**, *B. membranacea*; **D**, *B. nitida*; **E**, *B. picardae*; **F**, *B. plicata*. (Le trait d'échelle représente 50 μm).

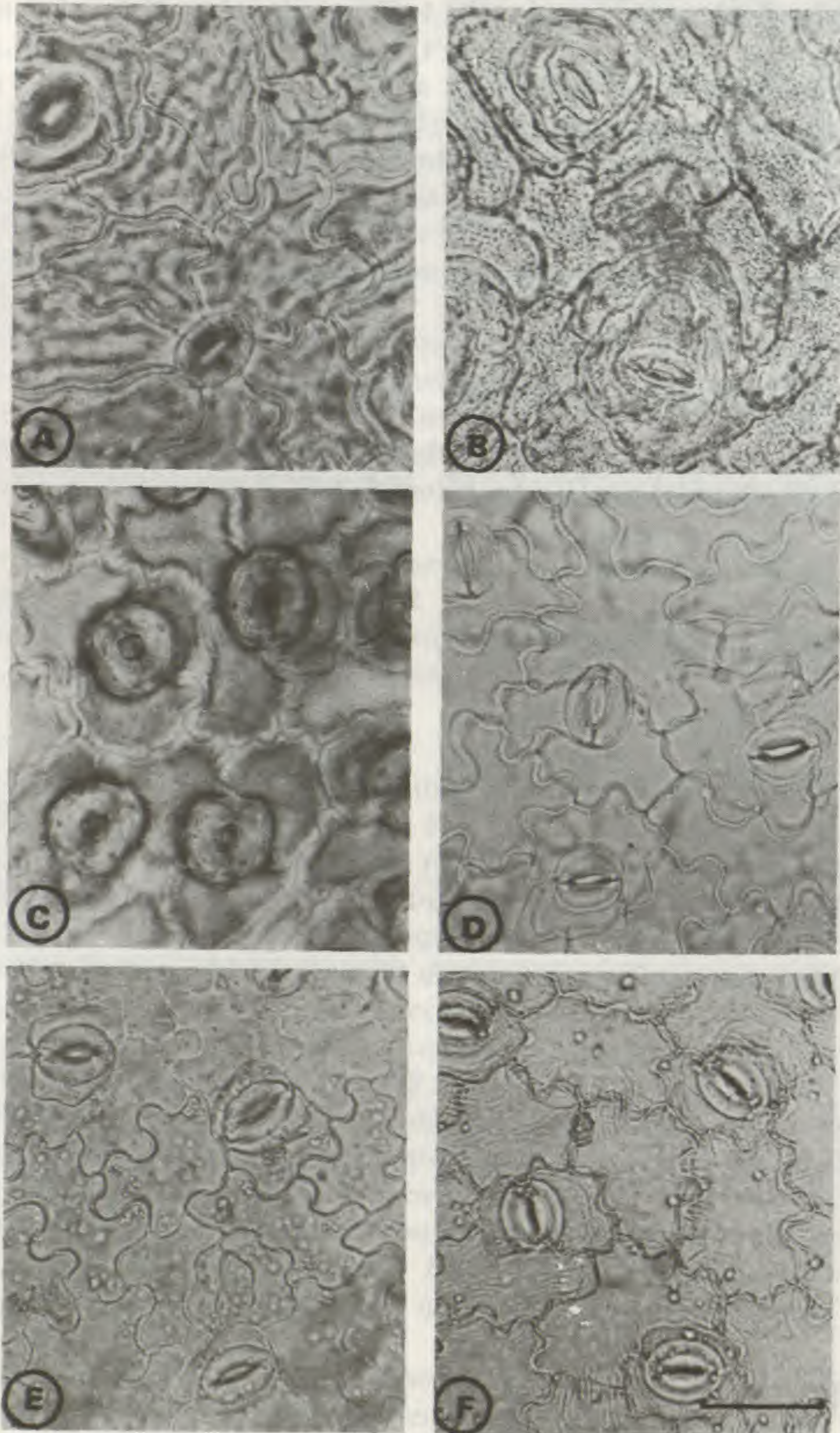


Fig. 7. — Stomates de **Brunfelsia** : **A**, *B. portoricensis* ; **B**, *B. shaferi* ; **C**, *B. splendida* ; **D**, *B. undulata* ; **E**, *B. australis* ; **F**, *B. bahiensis*. (Le trait d'échelle représente 50 μm).

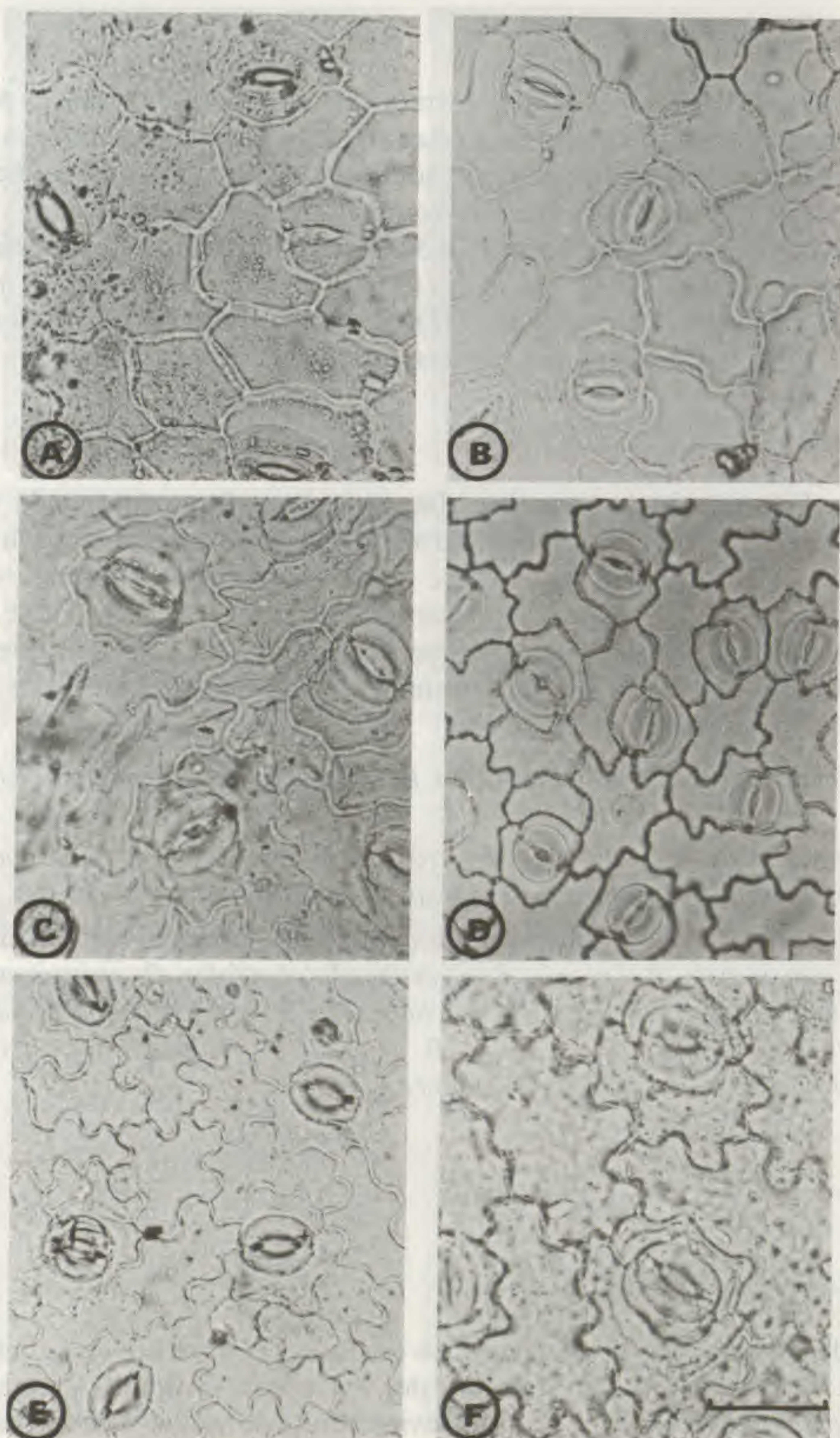


Fig. 8. — Stomates de **Brunfelsia** : **A**, *B. boliviana*; **B**, *B. bonodora*; **C**, *B. brasiliensis*; **D**, *B. chiricaspi*; **E**, *B. cuneifolia*; **F**, *B. dwyeri*. (Le trait d'échelle représente 50 µm).

II. La taille des stomates.

Les stomates anomocytiques, premiers formés sur les feuilles, présentent parfois une taille anormalement grande, indiquée entre parenthèses sur le tableau 1. Les autres stomates sont de taille relativement constante sur un épiderme adulte et, sur un épiderme jeune, cette taille est atteinte rapidement, ce qui permet de l'utiliser comme critère de description.

Les variations de cette taille s'étendent de 30 µm environ pour les plus petits stomates : *B. membranacea* (28), *B. lactea* (29), *B. cestroides* (32), *B. chiricaspi* (30-34), *B. mire* (32) ; à plus de 45 µm pour les plus gros : *B. imatacana* (45), *B. linearis* (45), *B. plurifolia* (47), *B. obovata* (47), *B. rupestris* (58). La plupart des espèces possèdent des stomates de 35 à 40 µm.

III. Les types de poils (Fig. 12).

Nous avons déjà indiqué le caractère obligatoirement fragmentaire de notre étude des poils. Il paraît cependant intéressant de fournir les indications que nous avons recueillies, même si elles sont incomplètes et doivent être l'objet de recherches ultérieures, orientées sur l'inventaire aussi complet que possible de ces formations et sur leur ontogenèse.

Schématiquement on peut indiquer la présence de poils sur la face inférieure du limbe en les classant en trois catégories : les poils tecteurs courts, les poils tecteurs longs, les poils glandulaires. Nous avons observé :

Des poils tecteurs courts bicellulaires chez *B. bonodora, B. hydrangeiformis, B. latifolia, B. rupestris* ;

Des poils tecteurs longs, pluricellulaires, parfois ramifiés chez *B. americana, B. bahiensis, B. brasiliensis, B. cuneifolia, B. obovata, B. pilosa, B. rupestris* ;

Des poils glandulaires à tête subsphérique ou allongée et à pied plus ou moins long chez : *B. cestroides, B. jamaicensis, B. linearis, B. picardae, B. plurifolia, B. portoricensis, B. undulata, B. australis, B. bonodora, B. brasiliensis, B. chiricaspi, B. grandiflora, B. hydrangeiformis, B. imatacana, B. latifolia, B. mire, B.* aff. *mire, B. obovata, B. pilosa, B. rupestris, B. uniflora, B. amazonica, B. burchellii, B. chocoensis, B. guianensis.*

DISCUSSION

I. La variation du type stomatique.

L'éventail de variation du type stomatique est fonction évidente de la définition des types de référence. L'augmentation du nombre de ces types entraîne automatiquement une augmentation *apparente* de la variation. Il convient donc de veiller à ce que la multiplicité des types ne soit pas abusive au point d'introduire une hétérogénéité stomatique artificielle à chaque niveau taxonomique où ils sont pris en compte.

A chacun de ces niveaux, de l'individu, de l'espèce, du sous-genre et du genre dans le cas de notre étude, nous devons donc étudier la variation des types stomatiques.

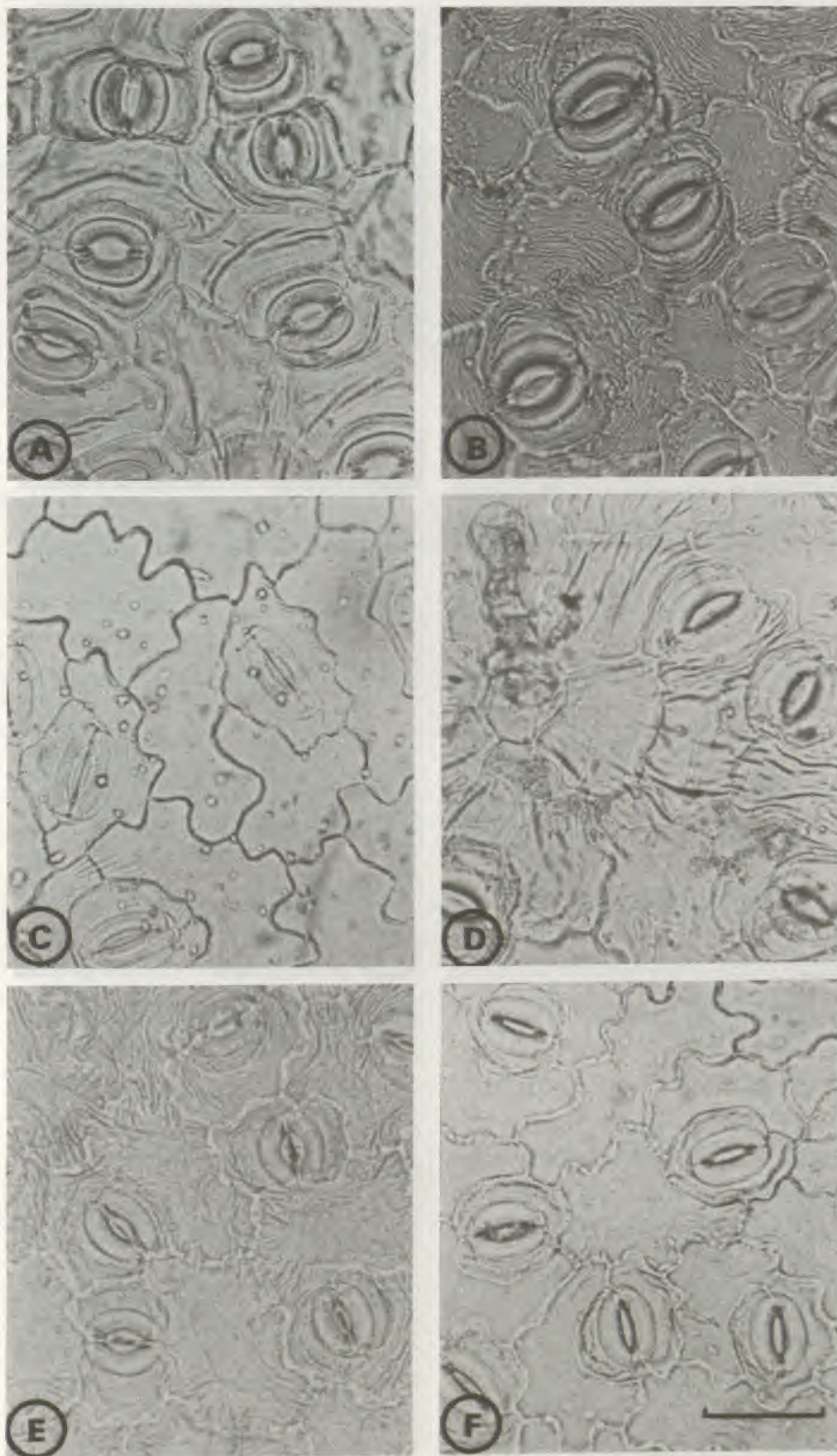


Fig. 9. — Stomates de **Brunfelsia** : **A**, *B. grandiflora*; **B**, *B. hydrangeiformis*; **C**, *B. imatacana*; **D**, *B. latifolia*; **E**, *B. mire*; **F**, *B.* aff. *mire*. (Le trait d'échelle représente 50 µm).

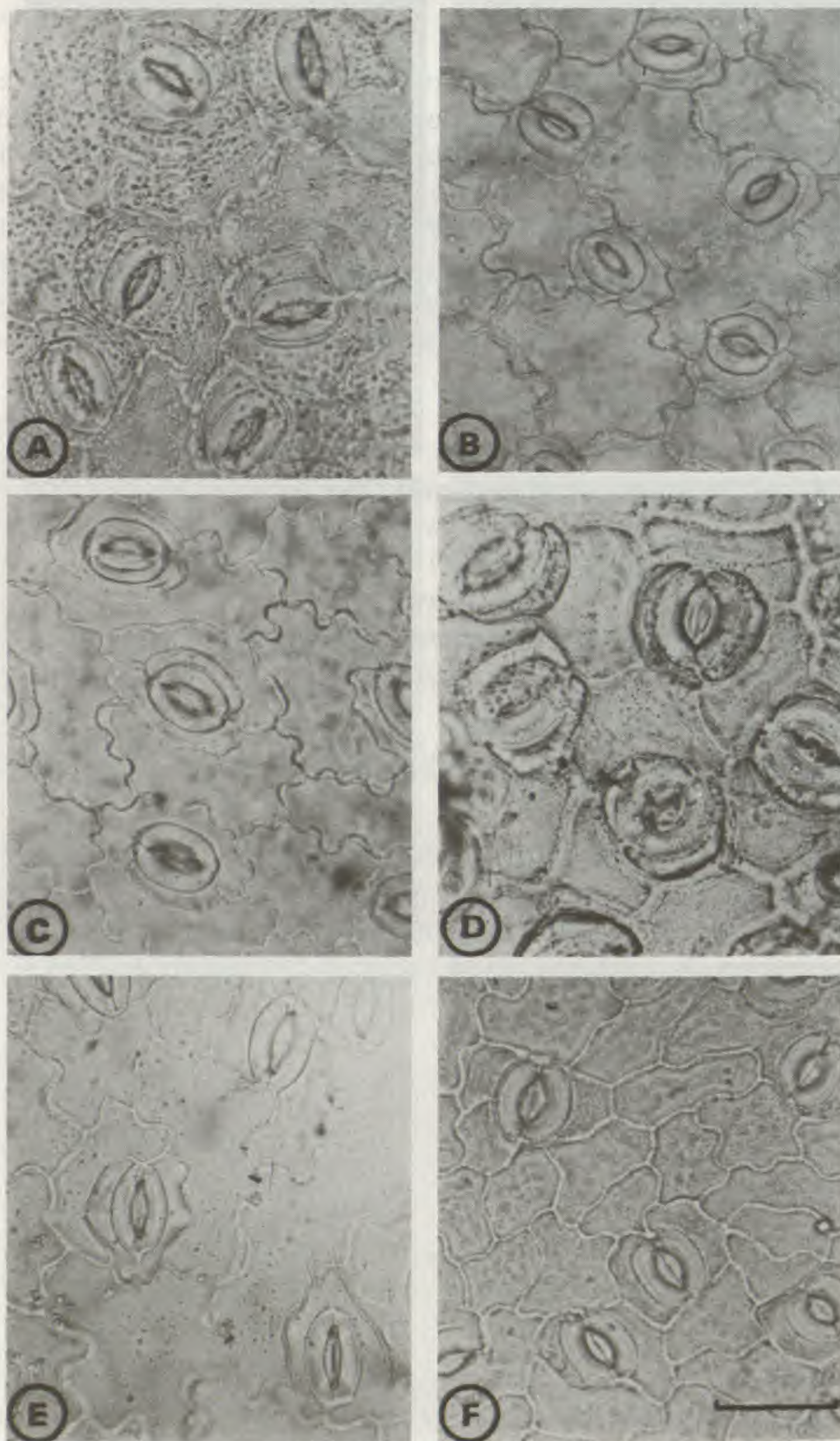


Fig. 10. — Stomates de **Brunfelsia** : **A**, *B. obovata* (var. *obovata*) ; **B**, *B. pauciflora* ; **C**, *B. pilosa* ; **D**, *B. rupestris* ; **E**, *B. uniflora* ; **F**, *B.* aff. *uniflora, Steinbach 8345*. (Le trait d'échelle représente 50 μm).

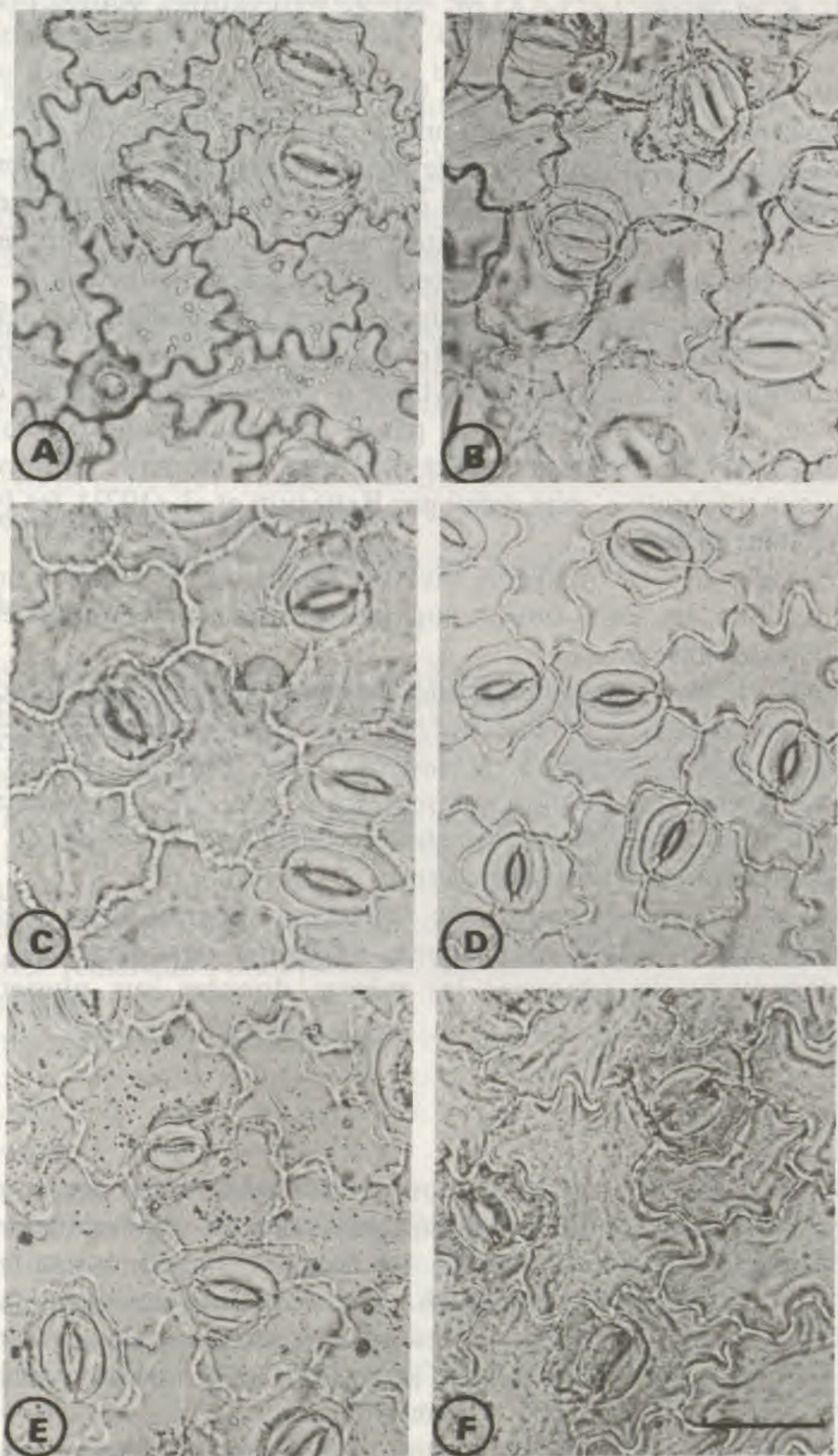


Fig. 11. — Stomates de **Brunfelsia** : **A**, *B. amazonica*; **B**, *B. burchellii*; **C**, *B. chocoensis*; **D**, *B. clandestina*; **E**, *B. guianensis*; **F**, *B. martiana*. (Le trait d'échelle représente 50 µm).

1. **A l'échelle de l'individu** (de la feuille ou de l'échantillon foliaire).

Les différents types de stomates que nous utilisons dans nos descriptions sont définis non seulement pour tenter de préciser au maximum les caractères distinctifs de chaque épiderme, mais surtout pour tenter d'établir des critères de ressemblance entre ces différents épidermes.

Dans cette définition deux écueils sont à éviter : le premier qui consiste à multiplier les types et qui risque d'aboutir à une hétérogénéité abusive; le second qui, au contraire, réduit le nombre des types de référence jusqu'à ne plus permettre aucune distinction.

La référence aux types utilisés pour la famille des Ombellifères est ici insuffisamment précise, puisqu'elle ne permet pas de reconnaître le type paracytique 4a, intermédiaire entre le type anisocytique mésogène 6 et le type paracytique 4′ défini antérieurement, déjà reconnu par PAYNE (1970). Il faut donc la compléter et il paraît intéressant aussi de distinguer les types anisocytiques mésogènes à deux petites cellules parallèles au stomate, comprenant en plus du type 6q, « paracytique trilabrate », déjà défini par BAHADUR et al. (1971), les types 6o à cellules parallèles et 6p à cellules en croix.

Entre tous ces types existent d'ailleurs diverses formes intermédiaires dont la reconnaissance confirme la validité des séries morphologiques proposées, mais qu'il est dans le cas de *Brunfelsia* superflu de considérer.

A titre d'exemples peuvent être indiqués des stomates anisocytiques mésogènes atypiques, intermédiaires entre les types 6o et 4′ (Fig. 4, *12a*), rencontrés notamment chez *B. bahiensis, B. chiricaspi, B. cuneifolia, B. grandiflora, B. uniflora*; des stomates paracytiques mésogènes comparables à des stomates anysocytiques complexes 6′ (Fig. 4, *12b*) rencontrés chez *B.* aff. *mire*; des stomates d'aspect tétracytique rattachables sans doute aux types 6o ou 6q rencontrés notamment chez *B. grandiflora, B. hydrangeiformis, B. pauciflora* (Fig. 4, *12c*).

Avec les types principaux que nous avons retenus, il apparaît alors possible d'établir *des formules stomatiques* qui mettent en évidence l'essentiel des caractères de chacun des échantillons et permettent de retrouver les mêmes données sur plusieurs prélèvements épidermiques du même échantillon.

2. **A l'échelle de l'espèce.**

L'exploitation des nouveaux types que nous avons définis ne concerne pratiquement pas les *Brunfelsia* des îles Caraïbes dont la formule stomatique est très homogène et se réduit à 6 sauf pour *B. americana* 6, 6′, *B. picardae* 6, (6o, 6p, 6q), 6′, (7?), et dans une moindre mesure *B. densifolia* 6, (6p), ((6′)), *B. lactea* 6, 6p, 6q, ((6′, 7?)), *B. maliformis* 6, (6p, 6q), *B. undulata* 6, (6p), ((6′)). Dans le cas de ces espèces caraïbes d'autres caractères tels que le revêtement cireux (*B. shaferi*) (Fig. 7, *B*), les parois épaisses (*B. plurifolia*), les stomates enfoncés (*B. splendida*) (Fig. 7, *C*) peuvent être utilisés sur le plan taxonomique.

L'utilisation des nouveaux types apparaît au contraire efficace pour distinguer les différents échantillons foliaires des espèces d'Amérique du Sud. En général ces échantillons ont pu être regroupés de façon conforme à la détermination proposée par PLOWMAN, c'est-à-dire qu'à l'échelle des différents échantillons d'une même espèce la variation stomatique était comparable.

Quelques cas remarquables doivent être notés. Les échantillons de *B. uniflora* originaires du Brésil possèdent comme formule stomatique 4a, (4′), 6o, (6p) alors que les échantillons de *B. uniflora* originaires des Andes de Bolivie et indiqués ici *B. sp.* aff. *uniflora* (Bolivia) possèdent comme formule stomatique (6o), 6q et apparaissent bien distincts par l'absence de stomates paracytiques, ce qui entraîne la nécessité d'établir une espèce nouvelle.

L'espèce *B. imatacana* dont la formule stomatique est 4a, 4′, (6o) mérite bien d'être distinguée de *B. pauciflora* de formule stomatique ((4a)), 6o, (6p), comme PLOWMAN l'a proposé (1981) ; de même *B. boliviana* de formule stomatique ((4a)), 6o, (6p), 6q, (6′) peut être distinguée de *B. cuneifolia* de formule stomatique (4a, 4′), 6o, (6p).

Inversement, des espèces distinctes peuvent avoir des formules stomatiques très voisines qui ne permettent pas de les distinguer sur le plan des seules données de la phytodermologie. C'est ainsi que pour les *Brunfelsia* des îles Caraïbes, *B. jamaicensis, B. plicata, B. undulata* apparaissent très proches, et pour les *Brunfelsia* de l'Amérique du sud *B. burchellii* et *B. guianensis*.

Ces ressemblances dans les formules stomatiques sont en accord avec des rapprochements établis sur d'autres critères (PLOWMAN, 1981).

3. A l'échelle du genre.

Une fois reconnues les différentes espèces par leur formule stomatique, il est possible de tenter des regroupements associant les formules les plus proches.

Ainsi, comme il a été déjà dit, les espèces des îles Caraïbes méritent d'être toutes regroupées en raison de la prédominance du type anisocytique mésogène typique 6. On retrouve donc à leur niveau la justification de la section *Brunfelsia* dont *B. americana* est le type (PLOWMAN, 1979). La phytodermologie à elle seule permet de définir cette section.

Au contraire, au sein des espèces d'Amérique du sud les deux sections *Guianenses* et *Franciscea* ne peuvent être immédiatement définies par référence aux seuls types stomatiques : il peut être en effet remarqué l'omniprésence des types 6o et 6p indicatrice d'une certaine homogénéité du groupe.

Il est possible néanmoins de regrouper les espèces à stomates paracytiques 4a et 4′ abondants en deux groupes aux stomates de tailles différentes ; les espèces à stomates moyens ou grands : *B. uniflora, B. pilosa, B. dwyeri, B. imatacana, B. sp.* aff. *mire* ; et celles à petits stomates : *B. grandiflora, B. mire, B. chiricaspi.*

En ce qui concerne les espèces à stomates anisocytiques à cellules en croix, 6p et 6q, l'utilisation de la morphologie des trichomes permettrait de rapprocher des espèces sans poils ou à poils glandulaires seuls : *B. boliviana, B. sp.* aff. *uniflora* (Bolivia), *B. sp.* aff. *hydrangeiformis*, des espèces à poils tecteurs courts et à poils glandulaires : *B. hydrangeiformis, B. latifolia, B. bonodora*, des espèces à poils tecteurs longs, parfois ramifiés, à poils tecteurs courts et à poils glandulaires : *B. brasiliensis, B. obovata, B. rupestris.* A côté de ces dernières espèces pourraient être placées des espèces possédant des poils tecteurs longs et des stomates anisocytiques à cellules en croix et à cellules parallèles 6o accompagnés de quelques stomates paracytiques : *B. bahiensis, B. cuneifolia, B. australis.* Un autre groupe rassemble des espèces à poils glandulaires et des stomates de type anisocytique à cellules parallèles 6o : *B. pauciflora, B. guianensis, B. burchellii.* Un dernier groupe à formule stomatique plus diversifiée ne possède que des poils glandulaires ou même aucun poil : *B. chocoensis, B. clandestina, B. martiana.*

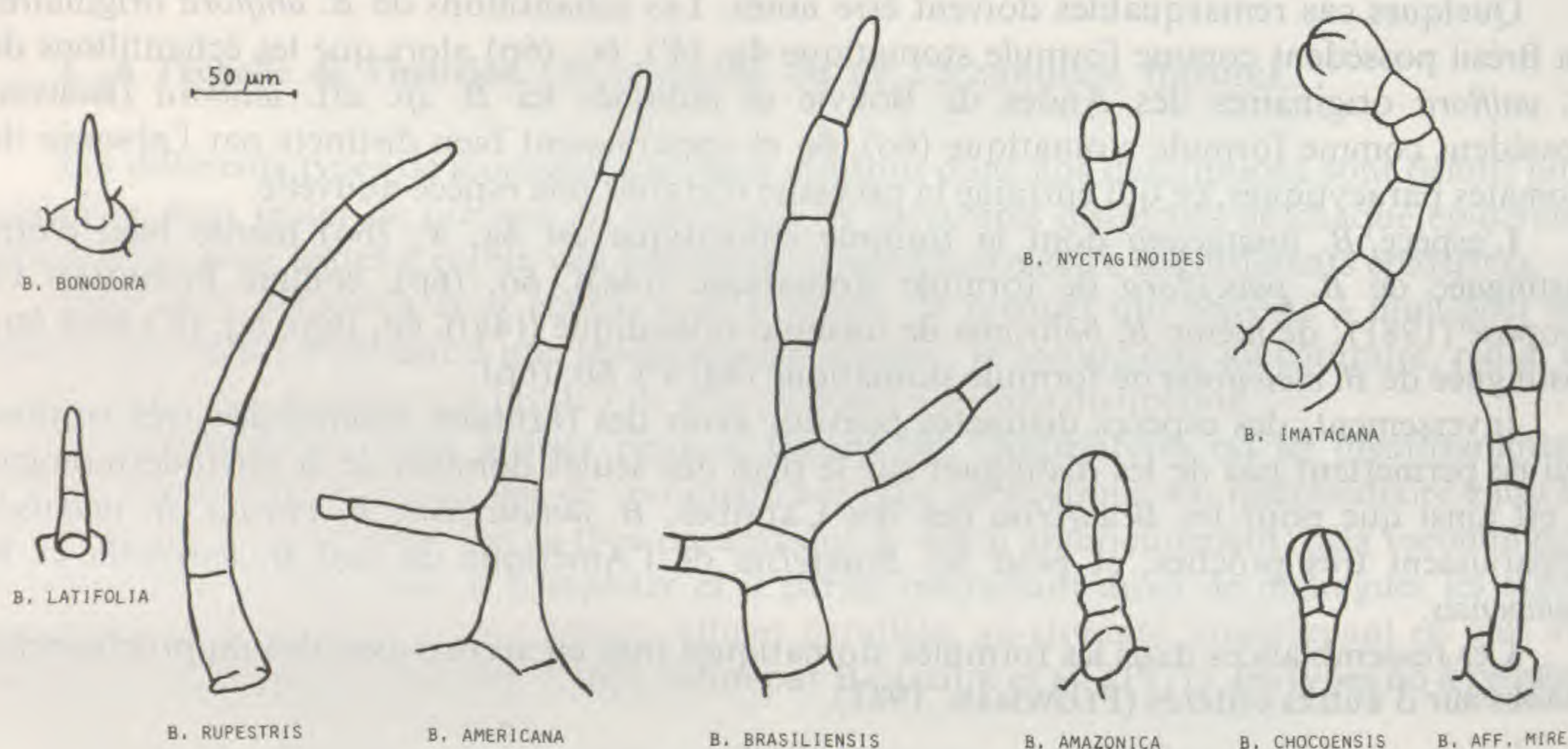


Fig. 12. — Principaux types de poils observés dans le genre **Brunfelsia** : poils tecteurs courts ; poils tecteurs longs simples ; poils tecteurs ramifiés ; poils glandulaires.

Il est évidemment possible de remarquer que les deux derniers groupes correspondent presque à la section *Guianenses*. On peut y rattacher *B. amazonica* dont l'éloignement n'est peut être pas justifié puisque sa formule stomatique est proche de *B. martiana*. De façon parallèle *B. pauciflora* qui peut être rapproché de *B. cuneifolia* ou de *B. australis* peut être rattaché à la section *Franciscea*. On peut donc conclure que la phytodermologie ne s'oppose pas à la subdivision en sections (*Franciscea* et *Guianenses*) bien qu'à elle seule elle ne permette pas de l'établir clairement.

De façon générale les rapprochements ou les éloignements suggérés par la phytodermologie doivent être confirmés par l'étude d'autres caractères avant d'être retenus pour établir des relations systématiques.

II. Types stomatiques et biogéographie du genre Brunfelsia.

Parmi ces autres caractères les données de la biogéographie du genre *Brunfelsia* (Plowman, 1979, 1981) peuvent être prises en considération.

Le genre *Brunfelsia* comporte trois sections, *Brunfelsia*, *Franciscea*, *Guianenses* définies par les caractères de la fleur et du fruit. La section *Brunfelsia* est représentée dans les îles Caraïbes, la section *Guianenses* dans le nord de l'Amérique du Sud, la section *Franciscea* dans les Andes, le centre et le sud du Brésil.

Nous retiendrons cette division en sections pour tenter d'analyser la répartition géographique des espèces en relation avec leurs caractères phytodermologiques.

1. **Les espèces des îles Caraïbes** (Fig. 13).

Les espèces qui représentent la section *Brunfelsia* sont remarquablement homogènes par leur formule stomatique, dont le type majoritaire est le type anisocytique mésogène typique 6.

La présence de nombreux stomates anisocytiques tétracytiques 6′ mérite d'être notée chez *B. americana* des Petites Antilles, de Porto Rico et d'Hispaniola.



Fig. 13. — Distribution géographique des espèces de **Brunfelsia** étudiées. Les numéros renvoient au Tableau 1.

Un caractère voisin s'observe chez *B. picardae*, plante rare du sud-ouest d'Haïti. Chez *B. densifolia* et *B. lactea* de Porto Rico s'observent parfois, à côté des stomates anisocytiques typiques 6, des stomates anisocytiques à cellules en croix. *B. portoricensis*, autre espèce de Porto Rico, possède des stomates typiques 6. A la Jamaïque, trois espèces (*B. jamaicensis*, *B. plicata*, *B. undulata*) sont extrêmement voisines par leurs caractères épidermiques et leurs

stomates typiquement anisocytiques. *B. maliformis* et *B. membranacea* se distinguent par la petite taille de leurs stomates parfois du type anisocytique en croix 6p ou 6q. *B. splendida* est très particulier non par son type stomatique, mais par sa cuticule épaisse et ses stomates enfoncés. A Cuba, toutes les espèces sont à stomates anisocytiques typiques 6; *B. nitida* présente, seul, quelques rares stomates anisocytiques tétracytiques 6′; *B. cestroides* se caractérise par deux sortes de poils; chez *B. macroloba, B. shaferi, B. plurifolia*, l'épiderme apparaît cireux, avec une épaisse cuticule et les stomates enfoncés sont difficiles à observer.

La variation des types stomatiques se réduit donc, chez les espèces des îles Caraïbes, à la présence, à côté du type anisocytique mésogène typique 6, de stomates voisins de ce type, essentiellement chez *B. americana* et *B. picardae*. *B. americana* répandu dans les Basses Antilles de Sainte-Lucie à la République Dominicaine, mais pas à Haïti, est la moins spécialisée de la section *Brunfelsia* sur le plan morphologique (Plowman, 1979). Sa formule stomatique mixte 6, 6′ indiquerait un caractère primitif par rapport à la formule plus réduite 6 des autres membres de la section. *B. picardae* n'existe qu'au sud-ouest d'Haïti et apparaît bien distincte des autres espèces caraïbes (Communication personnelle de Plowman).

Quant aux variations portant sur l'épaisseur de la cuticule épidermique et l'enfoncement des stomates observés chez *B. portoricensis* et surtout chez *B. splendida, B. macroloba, B. plurifolia, B. shaferi*, elles correspondent sans doute à des caractères en relation avec l'écologie de ces plantes.

En ce qui concerne *B. nyctaginoides* Standl., du Guatemala et du sud du Mexique, Plowman (1973) l'a exclu du genre *Brunfelsia*. La formule stomatique de cette espèce (6o), 6q, (6), 6′, la taille de ses stomates 48 (53) µm, ses poils glandulaires courts, ses hydatodes anomocytiques et ses poils tecteurs pluricellulaires rappellent des caractères décrits chez *B. boliviana* ou chez *B. obovata* par exemple. Ses caractères phytodermologiques ne permettent pas de la rattacher à la section *Brunfelsia* mais ils ne permettent pas non plus, à eux seuls, de l'exclure du genre *Brunfelsia*.

2. **Les espèces de l'Amérique du Sud** (Fig. 13).

Aucune de ces espèces ne possède une formule stomatique comparable à celles des espèces des îles Caraïbes.

Dans la section *Guianenses*, localisée au Bassin de l'Amazone, pour la plupart des espèces la variaton stomatique est relativement faible et permet de confirmer les rapprochements entre *B. burchellii* et *B. guianensis* proposés Plowman (1981); ces deux espèces possèdent surtout des stomates de type 6o, des cellules épidermiques aux parois minces et des poils glanduleux.

B. clandestina, de Bahia, est dépourvu de poils et possède une formule stomatique simple (la plus primitive?) ce qui le distingue bien de *B. uniflora* à stomates paracytiques, présent dans la même région. *B. clandestina* serait plutôt à rapprocher de *B. chocoensis* du nord-ouest de la Colombie, mais la ressemblance est peut être due à l'épaisseur des parois des cellules épidermiques et peut correspondre à une conséquence écologique.

B. martiana et *B. amazonica*, du Bassin de l'Amazone, se distinguent par des stomates paracytiques 4a plus nombreux.

Dans la section *Franciscea* la variation stomatique est plus grande en raison non seulement des stomates paracytiques qui peuvent être majoritaires, mais aussi par la présence

majoritaire parfois de certains stomates dérivés du type anisocytique mésogène ; c'est d'ailleurs en raison de ces stomates que nous avons été conduit à préciser de nouveaux types 6o, 6p, 6q pour réaliser l'analyse de cette section.

B. dwyeri, du Panama central, possède de grands stomates anisocytiques à cellules parallèles 6o et des stomates paracytiques 4a et 4′. Il semble très évolué puisque de tels stomates se retrouvent dans des espèces très éloignées géographiquement, telles que *B. uniflora, B. pilosa, B. imatacana, B. sp.* aff. *mire*. L'observation récente d'un échantillon de *Brunsfelsia macrocarpa* de la côte nord-ouest de l'Équateur nous a montré des caractères stomatiques très proches de ceux de *Brunfelsia dwyeri*.

Dans les Andes, *B. grandiflora, B. chiricaspi* et *B. mire* sont relativement proches par leurs petits stomates anisocytiques à cellules parallèles 6o et paracytiques 4a et 4′. Les poils permettent de rapprocher encore plus *B. chiricaspi* et *B. mire*. Chez *B. grandiflora* le grand nombre de types stomatiques présenterait un caractère primitif et plusieurs sous-espèces pourraient être confirmées : *B. grandiflora* subsp. *schultesii* qui s'étend du Venezuela à la Bolivie et à l'est de l'Amazonie et qui serait proche de *B. chiricaspi* et *B. mire* ; *B. grandiflora* subsp. *grandiflora* du Pérou et de l'Équateur, qui serait plus proche de *B. boliviana* et de *B. sp.* aff. *uniflora* (Bolivia) des Andes de Bolivie chez lesquels les stomates paracytiques sont très rares ou sont absents.

B. bonodora, B. latifolia, B. hydrangeiformis, du sud-est du Brésil, sont très proches puisqu'ils possèdent tous trois des poils tecteurs courts et pointus, des stomates anisocytiques divers 6o, 6p, 6q. Ils sont accompagnés de rares paracytiques chez *B. bonodora* ; chez *B. hydrangeiformis* les stomates sont plus homogènes, surtout du type anisocytique en croix 6q. Ces trois espèces localisées dans une aire relativement restreinte présentent des parentés déjà remarquées par Plowman (1979).

Cependant nous ne pouvons rapprocher par leurs stomates *B. hydrangeiformis* de *B. mire* comme le propose cet auteur [1].

B. brasiliensis, B. obovata et *B. rupestris* sont trois espèces des Montagnes de Minas Gerais. Elles sont apparentées par leurs stomates et par leurs longs poils tecteurs pluricellulaires, ramifiés chez *B. brasiliensis*. La très grande taille des stomates de *B. obovata* et surtout de *B. rupestris*, espèces très localisées à des altitudes supérieures, est en accord avec la proposition de Plowman (1979) de les faire dériver de *B. brasiliensis*. Leur grande diversité stomatique correspond sans doute à un caractère primitif.

B. bahiensis et *B. sp.* aff. *hydrangeiformis* de Bahia possèdent des formules stomatiques voisines des précédentes mais des stomates plus petits.

Dans le sud du Brésil sont réparties, dans des aires qui se recouvrent, un certain nombre d'espèces aux formules stomatiques intéressantes : *B. australis* assez voisin de *B. bahiensis* mais aux stomates plus grands ; *B. cuneifolia*, aux longs poils tecteurs. Ces trois espèces et surtout *B. cuneifolia* possèdent des stomates paracytiques nets, moins abondants cependant que chez *B. pilosa*.

B. uniflora largement réparti dans l'est du Brésil est très distinct de l'espèce décrite dans les Andes de Bolivie. Ses stomates sont en effet souvent paracytiques 4a et 4′. Ce caractère permet de rapprocher *B. uniflora* de *B. pilosa* (du sud-est du Brésil) ainsi que de *B.* aff. *mire* (de

1. De nouveaux spécimens récoltés dans le sud de l'Amazonie présentent des caractères intermédiaires et constituent un complexe difficile non encore élucidé (communication personnelle de T. Plowman).

l'embouchure de l'Amazone) et de *B. imatacana* (du Venezuela) aux stomates du même type mais de plus grande taille.

On trouverait donc du sud au nord de la Côte atlantique des espèces à stomates paracytiques. La dernière espèce *B. imatacana* apparaît bien distincte sur le plan phytodermologique de *B. pauciflora* du sud-est du Brésil, en accord avec les travaux de PLOWMAN (1981). En effet, *B. pauciflora* possède surtout de petits stomates du type anisocytique à cellules parallèles 6o ou en croix 6p, accompagnés de rares stomates paracytiques ; caractères qui ont été observés chez *B. guianensis* et *B. burchellii* du Bassin de l'Amazone.

En résumé, le genre *Brunfelsia* s'étend dans les îles Caraïbes et dans le nord de l'Amérique du Sud dans des régions au climat équatorial occupées par la forêt ombrophile.

L'étude des variations des stomates permet d'isoler nettement les espèces des îles Caraïbes ; elle permet de reconnaître parmi les espèces d'Amérique du Sud un vaste groupe d'espèces aux caractères peu tranchés renfermant des espèces du Bassin de l'Amazone, de la bordure orientale des Andes, du sud-est du Brésil à partir desquelles se seraient diversifiées des espèces plus distinctes, situées à la périphérie de l'aire de répartition : Panama, Bolivar, Belem do Para, est, sud-est du Brésil, nord de l'Argentine, Paraguay.

CONCLUSION

L'étude phytodermologique du genre *Brunfelsia* associée aux données biogéographiques apporte des informations complémentaires sur les différentes lignées que l'on peut reconnaître dans son évolution.

L'homogénéité de la section *Brunfelsia* localisée dans les îles Caraïbes est nettement confirmée ainsi que sa nette séparation des espèces d'Amérique du Sud et de *B. nyctaginoides* de l'Amérique centrale. Il s'agit donc d'un groupe bien distinct isolé sans doute depuis longtemps des autres représentants du genre. Son aire de répartition peut être rattachée à l'Amérique du Sud par les Petites Antilles où se trouve exclusivement représentée *B. americana* et peut-être aussi par Hispaniola où se trouvent *B. picardae* et *B. americana*.

La section *Guianenses* du Bassin de l'Amazone, de la côte pacifique de la Colombie à l'est du Brésil, ne peut être aussi nettement isolée des autres espèces sud-américaines rassemblées dans la section *Franciscea.* Cette dernière section n'est pas homogène.

Sa large répartition dans les Andes correspond à un petit nombre d'espèces peu diversifiées. Au contraire dans le sud-est du Brésil se trouve un grand nombre d'espèces sur une aire réduite (Serra do Mar) parmi lesquelles certaines sont plus diversifiées.

Les caractères phytodermologiques des espèces de ces deux centres sont distincts et c'est à l'aire de dispersion du sud-est du Brésil que peuvent être rattachées les espèces du sud et du nord du Brésil (Fig. 14).

Entre ces deux aires de dispersion de la section *Franciscea* et l'aire de dispersion de la section *Guianenses* peuvent être observées des espèces aux caractères voisins : *B. chocoensis* et *B. grandiflora* au nord des Andes, *B. burchellii* et *B. bonodora* dans l'est du Brésil.

REMERCIEMENTS : Nous remercions chaleureusement le Dr Timothy PLOWMAN (Field Museum of Natural History, Chicago) qui nous a fourni les échantillons que nous avons étudiés et nous a apporté ses critiques et ses suggestions.



Fig. 14. — Schéma de la distribution des sections *Guianenses* (G_1, G_2) et *Franciscea* (F_1 et F_2). Les cercles correspondent à des espèces aux stomates paracytiques majoritaires.

BIBLIOGRAPHIE

BAHADUR, B., RAJAGOHAL, T. & RAMAYA, N., 1971. — Studies on the structural and developmental variation and distribution of stomata in the Rubiaceae. *J. Linn. Soc., Bot.* 64 : 295-310.

BESSIS, J. & GUYOT, M., 1973. — Les types stomatiques chez les Solanacées. *96e Congrès National des Sociétés Savantes*, Toulouse, 1971, *Sciences* 5 : 289-298.

BESSIS, J. & GUYOT, M., 1979. — An attempt to use stomacal characters in systematic and phylogenetic studies of the Solanaceae. *In* HAWKES, J. G., LESTER, R. N. & SKELDING, A. D., The Biology and Taxonomy of the Solanaceae. *Linnean Society Symposium Series* 7, Academic Press, London : 321-328.

GUYOT, M., 1966. — Les stomates des Ombellifères. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 113 (5-6) : 244-273.

GUYOT, M., 1971*a*. — Phylogenetic and systematic value of stomata of the Umbelliferae-Caucalideae. *In* : The Biology and Chemistry of the Umbelliferae. *J. Linn. Soc., Bot.* 64 (1) : 199-214.

GUYOT, M., 1971*b*. — Types stomatiques et biogéographie du genre Eryngium. *C. r. somm. Séance Soc. Biogéogr.* 424 : 113-125.

GUYOT, M., CERCEAU-LARRIVAL, M. T., CARBONNIER-JARREAU, M. C., DEROUET, L. & RELOT, J., 1980. — Corrélations entre types stomatiques et types polliniques dans la tribu des Caucalidées (Ombellifères). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e série, 2, section B, n° 4 : 341-385.

HUMBERT, C., 1977. — Recherches sur la différenciation des stomates. *Revue Gén. Bot.* 84 : 241-304.

PAYNE, W. W., 1970. — Helicocytic and allelocytic stomata : unrecognized patterns in the Dicotyledonae. *Amer. J. Bot.* 57 (2) : 140-147.

PAYNE, W. W., 1979. — Stomatal patterns in Embryophytes : their evolution, ontogeny and interpretation. *Taxon* 28 (1, 2/3) : 117-132.

PLOWMAN, T., 1973. — *The South American Species of Brunfelsia (Solanaceae)*. Doctoral Dissertation, Harvard Universiry, Cambridge, Mass.

PLOWMAN, T., 1979. — The genus Brunfelsia : a conspectus of the taxonomy and biogeography. *In* HAWKES, J. G., LESTER, R. N. & SKELDING, A. D., The Biology and Taxonomy of the Solanaceae. *Linnean Society Symposium Series* 7, Academic Press, London : 475-491.

PLOWMAN, T., 1981. — Five new species of Brunfelsia from South America. *Fieldiana Botany*, New ser., n° 8 : 1-16.

LISTE DES ÉCHANTILLONS ÉTUDIÉS

(En l'absence d'indication, il s'agit d'une récolte de *Plowman et al.*)

sect. BRUNFELSIA

B. americana L. : *3370*
B. cestroides A. Rich. : *Ekman 15294* (S)
B. densifolia Krug & Urban : *3365*
B. jamaicensis (Benth.) Griseb. : *3361*
B. lactea Krug & Urban: *3385*
B. linearis Ekman : *Ekman 3385* (S)
B. macroloba Urban : *Ekman 16258* (S)
B. maliformis Urban : *3391*
B. membranacea Urban : *Harris 8929* (UCWI)
B. nitida Benth. : *3380*
B. picardae Krug & Urban : *Ekman 10203* (S)
B. plicata Urban : *5222*
B. plurifolia Urban : *Ekman 9885* (S), holotype
B. portoricensis Krug & Urban : *Vivaldi 515* (GH)
B. shaferi Britt. & Wils. : *Ekman 3100* (S)
B. splendida Urban : *Harris 10977* (UCWI)
B. undulata Swartz : *3350*

sect. FRANCISCEA

B. australis Benth. : *2738*
B. bahiensis Benth. : *Blanchet 1509* (F)
B. sp. aff. *hydrangeiformis* (Pohl) Benth. : *da Vinha & Santos 93* (F)
B. boliviana Plowman : *Krapovickas & Schinini 31476* (F), *Weddell 3621*
B. bonodora Vell. (Macbr.) : *Riedel 18* (NY)
B. brasiliensis (Spreng.) Smith & Downs : *Plowman 2786*
B. brasiliensis (Spreng.) Smith & Downs. var. *macrocalyx* (Dusén) Plowman : *2906* (GH)
B. chiricaspi Plowman : *2080*, *Lugo 3476* (GH)
B. cuneifolia Schmidt : *Smith & Klein 13044*
B. dwyeri D'Arcy : *3160*
B. grandiflora D. Don subsp. *schultesii* Plowman : *4220*
B. sp. aff. *grandiflora* D. Don : *Schunke Vigo 5752* (F)
B. hydrangeiformis (Pohl) Benth. : *Saint-Hilaire A 555* (A)
B. imatacana Plowman : *Plowman 1918* (F), isotype
B. latifolia (Pohl) Benth. : *3353*
B. macrocarpa : *Long Field 367* (K), Colombia, Gorgona Island
B. mire Monachino : *5036*
B. aff. *mire* Monachino : *8050*
B. obovata Benth. var. *obovata* : *Handro 984* (SP)
B. obovata Benth. var. *coriacea* J. A. Schmidt : *9660*
B. pauciflora (Cham. & Schlecht.) Benth. : *2739*
B. pilosa Plowman : *2963*
B. rupestris Plowman : *Irwin et al. 22077* (F)
B. uniflora (Pohl) D. Don : *Mexia 5182* (A), Brazil, Minas Gerais
B. sp. aff. *uniflora* (Pohl) D. Don : *Steinbach 8345* (A), Bolivia, Santa Cruz

sect. GUIANENSES

B. amazonica Morton : *Prance et al. 3880* (GH)
B. burchellii Plowman : *Burchell 8527* (P)
B. chocoensis Plowman : *Bristan 566* (ECN)
B. clandestina Plowman : *10066* (F)
B. guianensis Benth. : *da Silva 336* (GH)
B. martiana Plowman : *9540* (F)

BRUNFELSIA

B. nyctaginoides Standley : *Breedlove 24368* (F)

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, n° 3 : 317-336.

Régénération, dynamique des populations et dissémination d'un palmier de Guyane française : *Jessenia bataua* (Mart.) Burret subsp. *oligocarpa* (Griseb. & H. Wendl.) Balick

P. SIST & H. PUIG

Résumé : Les résultats présentés concernent la régénération et la dynamique de la population d'un palmier de la forêt guyanaise *Jessenia bataua* subsp. *oligocarpa*. Son choix s'appuie sur trois arguments : il illustre clairement les stratégies de régénération des palmiers guyanais ; sa croissance et la structure sont directement dépendantes de l'intensité lumineuse ; enfin, il permet de souligner l'importance de l'adaptation écologique du fruit pour sa dissémination. Ce palmier, avant d'être adulte, présente trois stades : la plantule, les stades juvéniles 1 et 2. La distribution de l'espèce montre une répartition uniforme avec tendance au grégarisme pour les plantules. La population de *Jessenia* étudiée présente une stratégie qui s'apparente au type r ; un très faible nombre d'adultes, par rapport aux plantules, assure le maintien de la population. L'intensité lumineuse est le facteur déterminant, non seulement de la croissance (stades d'attente) mais aussi de la structure de la population. 3 % des fleurs produisent des fruits, disséminés par les animaux, notamment des oiseaux (toucans, marailles, perroquets, amazones) qui consomment le mésocarpe pulpeux, régurgitent la graine et la disséminent.

Summary : The results presented deal with the regeneration and population dynamics of *Jessenia bataua* subsp. *oligocarpa*, a palm of the rain forest in French Guyana. This species has been choosen for three main reasons : it cleary exemplifies the regeneration strategies of guyanian palms ; its growth and population structure are directly controlled by light intensity ; and finally it emphasizes the ecological adaptation of the fruit concerning its dissemination. Before the adult stage, this palm presents three phases : the seedling, and juvenile stage 1 and 2. The distribution is uniform and the seedlings are often gregarious. The population strategy is of the r type and very few adults maintain the population. Light intensity is the deciding factor for growth (waiting stages) and population structure. 3 % of the flowers produce fruits which are disseminated by animals such as birds (toucan, maray, parrots) ; these birds feed on juicy mesocarp and regurgitate the seed which is thus disseminated.

Plinio Sist et Henri Puig, Laboratoire de Botanique tropicale, Université de Paris VI, 12, rue Cuvier, 75005 Paris, France.

INTRODUCTION

Les palmiers guyanais ont été étudiés du point de vue de leur systématique et de leur écologie (DE GRANVILLE, 1974, 1975, 1977, 1978, 1984 ; KAHN, 1983). La régénération naturelle et la dynamique des populations des palmiers guyanais n'avaient pas encore été envisagées. L'objet principal de notre travail était donc de tenter de mettre en évidence les stratégies de

régénération de quelques populations de palmiers, en forêt primaire, ainsi que leur comportement démographique (SIST, 1985).

Dans une première étape, l'étude de la régénération naturelle passe par la comparaison des conditions optimales requises pour la germination des graines. En effet, la présence ou l'absence, et la densité d'une population de plantules ne dépendent pas uniquement de la viabilité de la graine mais aussi de facteurs écologiques (intensité lumineuse, hydromorphie du sol) qu'elle rencontre (HARPER, 1977). Un autre aspect, tout aussi important à considérer dans les phénomènes de régénération et de dynamique des populations végétales est le rôle des animaux dans la dispersion des diaspores (JANZEN, 1970). Les fruits de palmiers, selon leur texture, constituent une source d'alimentation pour une faune diversifiée de rongeurs et d'oiseaux.

Parmi les principaux travaux concernant la biologie, le comportement et les régimes alimentaires des rongeurs en Amérique du Sud on doit citer ceux de HEANEY & THORINGTON (1978) puis GLANZ et al. (1983) sur l'écureuil *Sciurus granatensis*, SMYTHE (1978) sur l'agouti *Dasyprocta punctata*, ceux de KILTIE (1981) sur le pécari *Tayassu pecari*, ceux de CHARLES-DOMINIQUE et al. (1981) sur les arboricoles nocturnes guyanais, enfin ceux de GUILLOTIN (1981) sur les rongeurs forestiers guyanais. La dynamique des populations végétales tropicales ne s'est développée que ces seize dernières années, notamment grâce aux travaux de WHITE & HARPER (1970), SARUKHAN & HARPER (1973), SARUKHAN & GADGIL (1974), HARPER (1977), SILVERSTOWN (1982), DIRZO & SARUKHAN (1984).

Certains auteurs se sont particulièrement intéressés à la démographie de quelques espèces de palmiers : BANNISTER (1970) et VAN VALEN (1975) sur *Euterpe oleracea* à Puerto Rico; BROWN (1976) sur *Sabal palmeto* en Floride; SARUKHAN (1978) sur *Astrocaryum mexicanum* au Mexique; BULLOCK (1980) sur *Podococcus barteri* au Cameroun; enfin SAVAGE & ASHTON (1983) sur cinq espèces endémiques des Seychelles.

Ces études ont montré que toutes les espèces étudiées montraient une stratégie de type r, stratégie qui correspond à des populations connaissant un taux de mortalité élevée dans les stades juvéniles.

Bien que cinq espèces aient été étudiées nous n'exposons ici que les résultats concernant une seule espèce : *Jessenia bataua* subsp. *oligocarpa*. Ce choix est fondé sur les raisons suivantes : d'abord l'espèce choisie illustre clairement les stratégies démographiques et de régénération observées chez les *Arecaceae*. De plus, le développement de ce palmier étant inféodé à l'intensité lumineuse reçue, nous voulions montrer l'influence de l'intensité lumineuse sur la structure de la population. Ensuite, cette espèce est un bon exemple des relations entre les fruits et les animaux consommateurs-disséminateurs des diaspores. Enfin, ce palmier est un arbre fruitier dont la culture peut être envisagée en Guyane ou dans un autre pays tropical. Un de nos objectifs est de souligner l'importance du rôle joué par ces animaux dans la dissémination des diaspores qui détermine, par voie de conséquence, la répartition spatiale des plantules dans l'écosystème forestier guyanais.

SITE D'ÉTUDE

LOCALISATION

Nos travaux ont été réalisés en Guyane française sur la piste de Saint-Élie (Fig. 1) au cœur du dispositif expérimental ECEREX (= ÉCologie, ÉRosion, EXpérimentation ; cf. LESCURE et al., 1983), où ont été réalisés de nombreuses études sur les sols (BOULET, 1978), la production de litière (PUIG, 1979), la diversité floristique (PUIG & LESCURE, 1981), la phytomasse épigée (LESCURE et al., 1983), la phénologie de la fructification et la dissémination des diaspores (SABATIER, 1983), la végétation secondaire (PRÉVOST, 1981), la régénération (DE FORESTA, 1981), les chablis (RIERA, 1983).

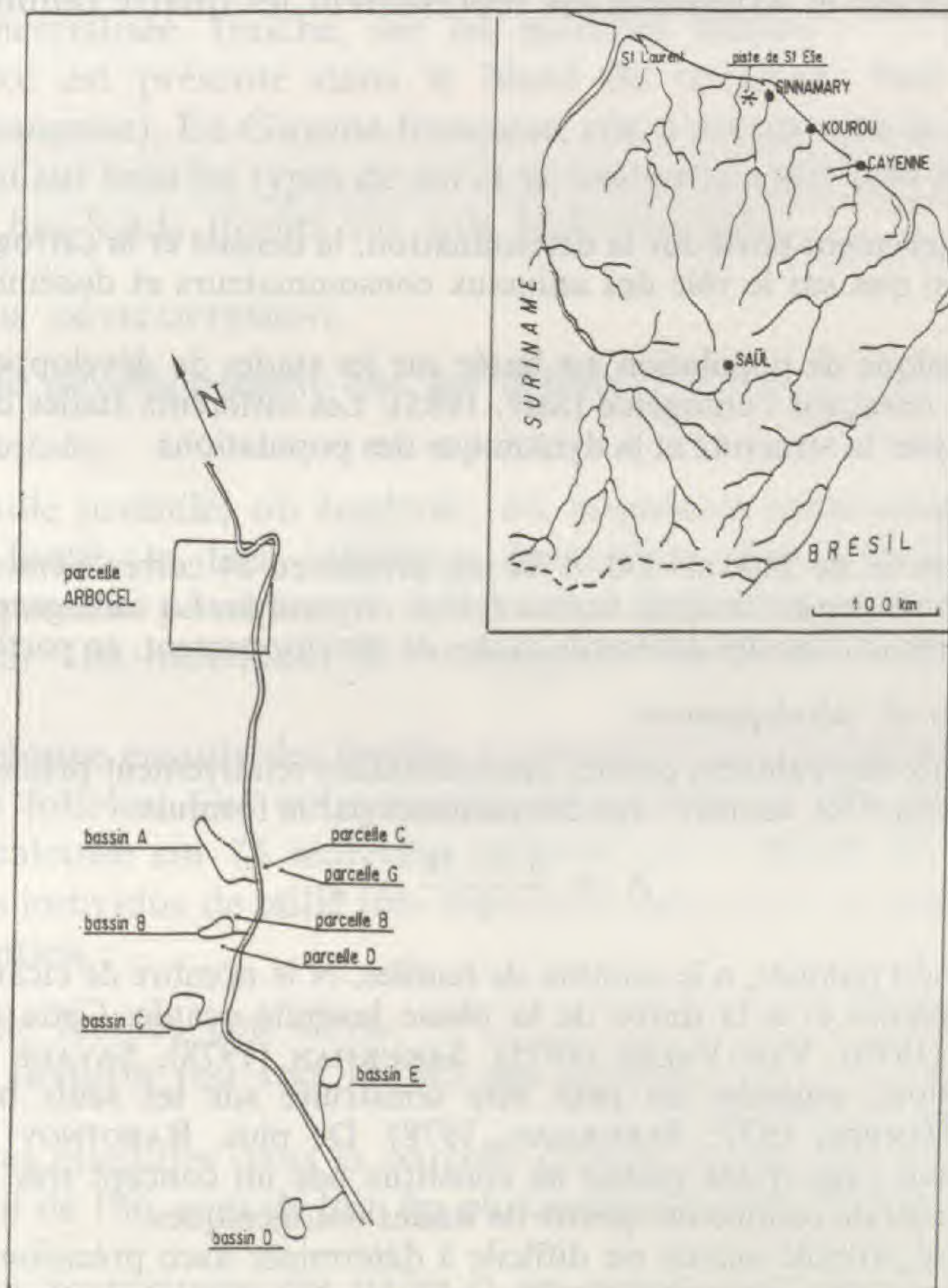


Fig. 1. — Localisation de la zone d'étude.

CLIMAT

Le climat de la Guyane est de type équatorial présentant une saison sèche d'environ trois mois (d'août à novembre), et une saison des pluies sur les 9 mois restant. La saison des pluies

peut être interrompue en février ou mars par une courte saison sèche plus ou moins marquée selon les années, appelée dans le pays « petit été de mars ». La pluviométrie moyenne annuelle, calculée sur six ans (1977-1982) au PK 16 de la Piste de Saint-Élie (relevés CTFT) est de 3238 mm, le nombre de journées de pluies variant de 250 à 300 selon les années.

Flore et végétation

La dition est totalement recouverte de forêt dense humide relativement peu perturbée. En ce qui concerne les arbres dont le DBH (diamètre à hauteur de poitrine) est supérieur à 20 cm de diamètre, leurs effectifs se rattachent principalement à trois familles : *Lecythidaceae* (26 %), *Caesalpiniaceae* (22 %) et *Chrysobalanaceae* (12 %) soit 60 % de l'effectif total (Lescure, 1981). Pour les petits arbres du sous-bois (DBH compris entre 5 et 10 cm), les *Violaceae, Annonaceae, Euphorbiaceae* et *Myristicaceae* représentent les quatre familles principales (Puig & Lescure, 1981).

MÉTHODOLOGIE

Cette étude a essentiellement porté sur la détermination, la densité et la cartographie des plantules et des formes juvéniles ainsi que sur le rôle des animaux consommateurs et disséminateurs de fruits et de graines de ce palmier.

L'étude de la dynamique de population est basée sur les stades de développement définis selon des critères morphologiques retraçant l'ontogénie (Sist, 1985). Les différents stades de développement ainsi définis ont permis d'analyser la structure et la dynamique des populations.

Choix d'une parcelle

Une parcelle, appelée G, de 2400 m² (30 × 80 m), divisée en 24 carrés élémentaires de 100 m² a été choisie en raison de l'abondance en *Jessenia bataua* subsp. *oligocarpa*. La cartographie de chaque individu a permis de visualiser la répartition des différents stades de développement, en particulier des plantules.

A propos des stades de développement

Le mode de croissance des palmiers permet une estimation relativement précise de l'âge des individus (Corner, 1966). On peut en effet, estimer l'âge des palmiers par la formule

$$A = \frac{n + N}{t} + a$$

dans laquelle A est l'âge du palmier, n le nombre de feuilles, N le nombre de cicatrices foliaires, t le taux annuel de production foliaire et a la durée de la phase juvénile acaule. Cette méthode fut largement utilisée par Bannister (1970), Van Valen (1975), Sarukhan (1978), Savage & Ashton (1983). La dynamique des populations végétales ne peut être construite sur les seuls modèles créés pour les populations animales (Harper, 1977 ; Sarukhan, 1978). De plus, Rabotnov (1964, 1978) et l'école soviétique considèrent que l'âge d'une plante ne constitue pas un concept très significatif et préfèrent décrire une population végétale comme un spectre de stades ontogéniques.

La durée de la phase juvénile acaule est difficile à déterminer avec précision car elle varie selon les milieux. Certaines espèces peuvent présenter des phases de latence plus ou moins prolongées, se manifestant par l'arrêt de croissance du stipe (*Oenocarpus oligocarpa*, de Granville, 1978). Deux individus de même taille peuvent avoir des âges très différents. Pour l'espèce étudiée, nous avons donc défini des stades de développement apparaissant au cours de l'ontogénie. Les critères utilisés sont essentiellement morphologiques :

— degré de division des feuilles ;
— longueur et nombre de feuilles de la couronne ;
— hauteur du stipe.

La dissémination

L'étude de la dissémination a consisté à observer le comportement des animaux consommateurs sous un adulte en fruit. L'observation continue pendant cinq jours a permis d'estimer la consommation journalière (comptage des animaux et des endocarpes consommés) et de connaître la place de chaque consommateur dans le transport et la consommation des fruits. Enfin, la cartographie des plantules de ce même palmier a été réalisée sur 400 m² (20 × 20 m).

RÉSULTATS

Jessenia bataua subsp. *oligocarpa*, appelé localement « patawa », est un palmier du modèle architectural de Corner. Son stipe de 20 cm de diamètre peut atteindre de 20 à 30 m de hauteur. Les feuilles adultes, de 6 à 9 m de longueur, possèdent 83 à 91 paires de folioles disposées dans un même plan. Les fruits de 2 à 3 cm de diamètre à mésocarpe pulpeux et endocarpe fibreux, sont consommés par les populations indigènes qui en extraient une boisson au goût chocolaté, très prisée, et commercialisée, fraîche, sur les marchés locaux.

Cette sous-espèce est présente dans le Nord du continent Sud américain (Guyana, Suriname, Guyane française). En Guyane française, elle n'occupe que la moitié Nord du pays. Ce palmier est présent sur tous les types de sol et se rencontre aussi bien dans les forêts de terre ferme que dans les bas-fonds (forêts sur sols hydromorphes).

1. Les stades de développement.

Quatre stades de développement ont été définis :

— *Le stade plantule.*

La première feuille juvénile, ou éophylle, est largement échancrée au sommet. La face supérieure est vert foncé, la face inférieure blanchâtre. Les individus à feuilles bifides inventoriés dans la parcelle possèdent 1 à 3 feuilles d'une longueur moyenne de 61,50 cm (moyenne calculée sur 186 individus; m = longueur minimale = 25 cm, M = longueur maximale = 113 cm).

La plantule développe ensuite des feuilles quadrifides qui correspondent à l'apparition de la première paire de folioles. Ces individus possèdent entre 2 et 4 feuilles d'une longueur moyenne de 98 cm (calculée sur 75 individus présents, m = 80 cm, M = 150 cm). Ce stade plantule regroupe des individus de taille très différente mais ayant en commun deux caractères morphologiques essentiels :

— un nombre de feuilles peu élevé;
— l'absence de division (ou très faible) des feuilles.

L'effectif total des plantules dans la parcelle étudiée est de 261 individus, ceux à feuilles bifides, avec un effectif de 186, sont de loin les plus nombreux (cf. Tableau 1).

Tableau 1 : Effectifs et pourcentages des stades et des classes de la population de *Jessenia bataua* subsp. *oligocarpa* (N : effectif; N tot. : effectif total).

Stades	Plantules		Juvéniles 1				Juvéniles 2	Adultes
Classes	F2	F4	I	II	III	IV	—	—
N	186	75	72	22	15	13	12	1
N tot.	261		125				12	1
%	65,42		31,33				3	0.25

— *Le stade juvénile 1* : J1.

Il regroupe des individus acaules possédant 3 à 5 feuilles d'une longueur comprise entre 1,30 et 6 m. Le nombre de paires de folioles augmente avec la longueur de la feuille. Il existe d'ailleurs une forte corrélation entre ces deux caractères (r = 0.923, corrélation significative à P = 1 % ; cf. Fig. 2).

La division du stade J1, selon la longueur des feuilles, en 4 classes (I = 1,30 à 2,50 m ; II = 2,51 à 3,50 m ; III = 3,51 à 4,50 m ; IV = 4,51 à 6 m), montre que la classe I présente l'effectif le plus élevé avec 72 individus soit 58,53 % des individus du stade J1 (cf. Tableau 1).

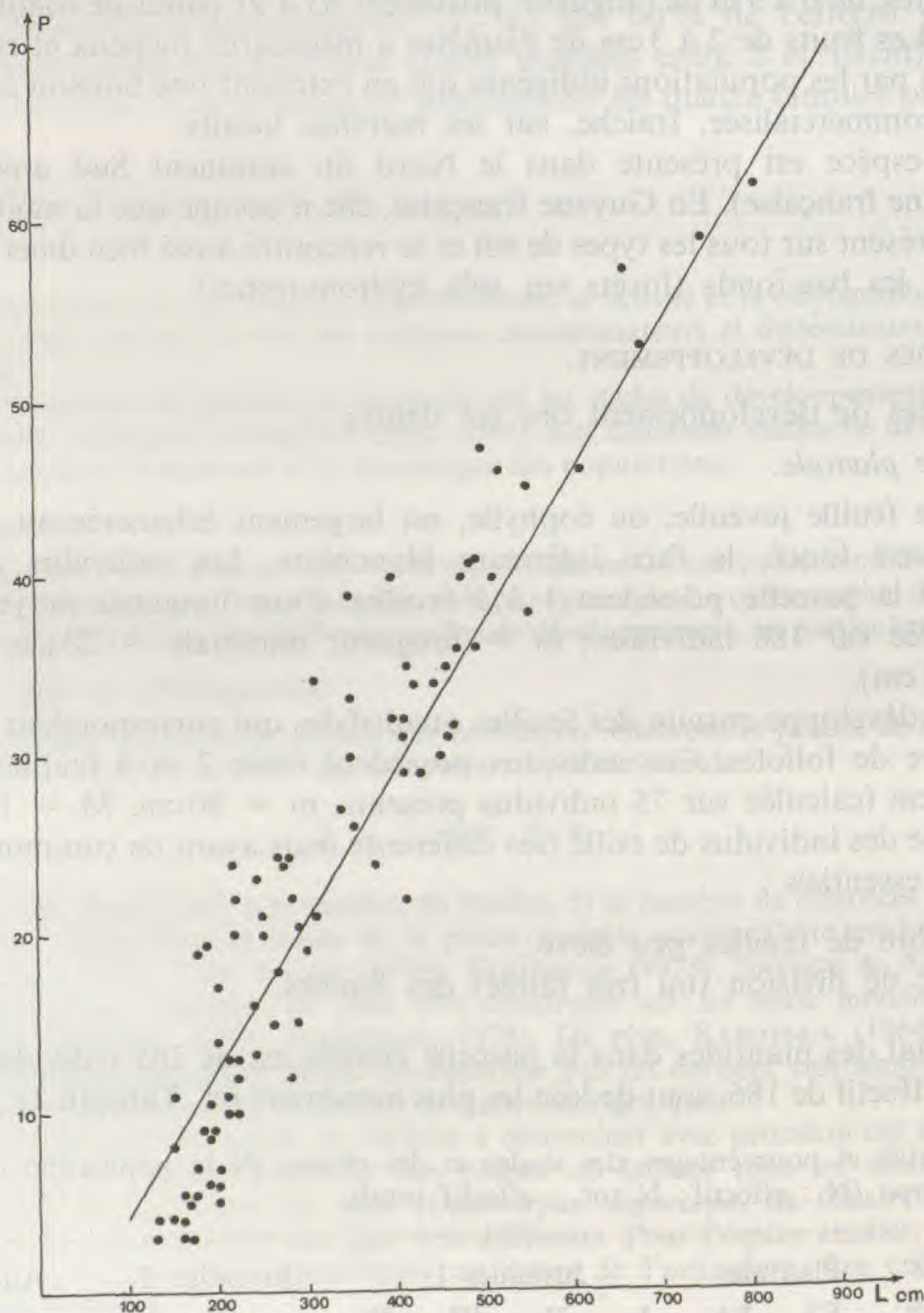


Fig. 2. — Corrélations entre le nombre de folioles et la moyenne des feuilles des individus aux stades juvéniles J1 et J2 chez **Jessenia bataua** subsp. **oligocarpa**. N = 134 ; r = 0,923. Équation de la droite de régression : Y = 0,082 X – 3,99 (Y = paire de folioles ; X = longueur de la feuille en cm).

Dans la parcelle, 125 individus appartiennent à ce stade. Trois individus possédaient des feuilles divisées (4, 5 et 9 paires de folioles) de 80 cm de longueur. Il s'agit d'individus ayant reçu un traumatisme (branche tombée sur la couronne foliaire) du méristème apical. Ces trois cas particuliers n'ont pas été comptabilisés.

— *Le stade juvénile 2 :* J2.

Il correspond aux palmiers ayant de 5 à 8 feuilles d'une longueur supérieure à 6 m. Les individus restent acaules ou développent un stipe de faible hauteur (3 à 6 m). Ce stade se distingue du précédent par le fait qu'il représente des adultes potentiels en phase de latence : leur surface folaire est maximale et ne s'accroîtra plus. L'intensité lumineuse du sous-bois est trop faible pour leur permettre de former un stipe de plus de quelques mètres. Par contre si un chablis se produit, l'énergie lumineuse dont ils bénéficieront dans ce cas leur permettra d'initier une nouvelle phase de croissance en hauteur. Du fait de cette croissance en palier, liée aux

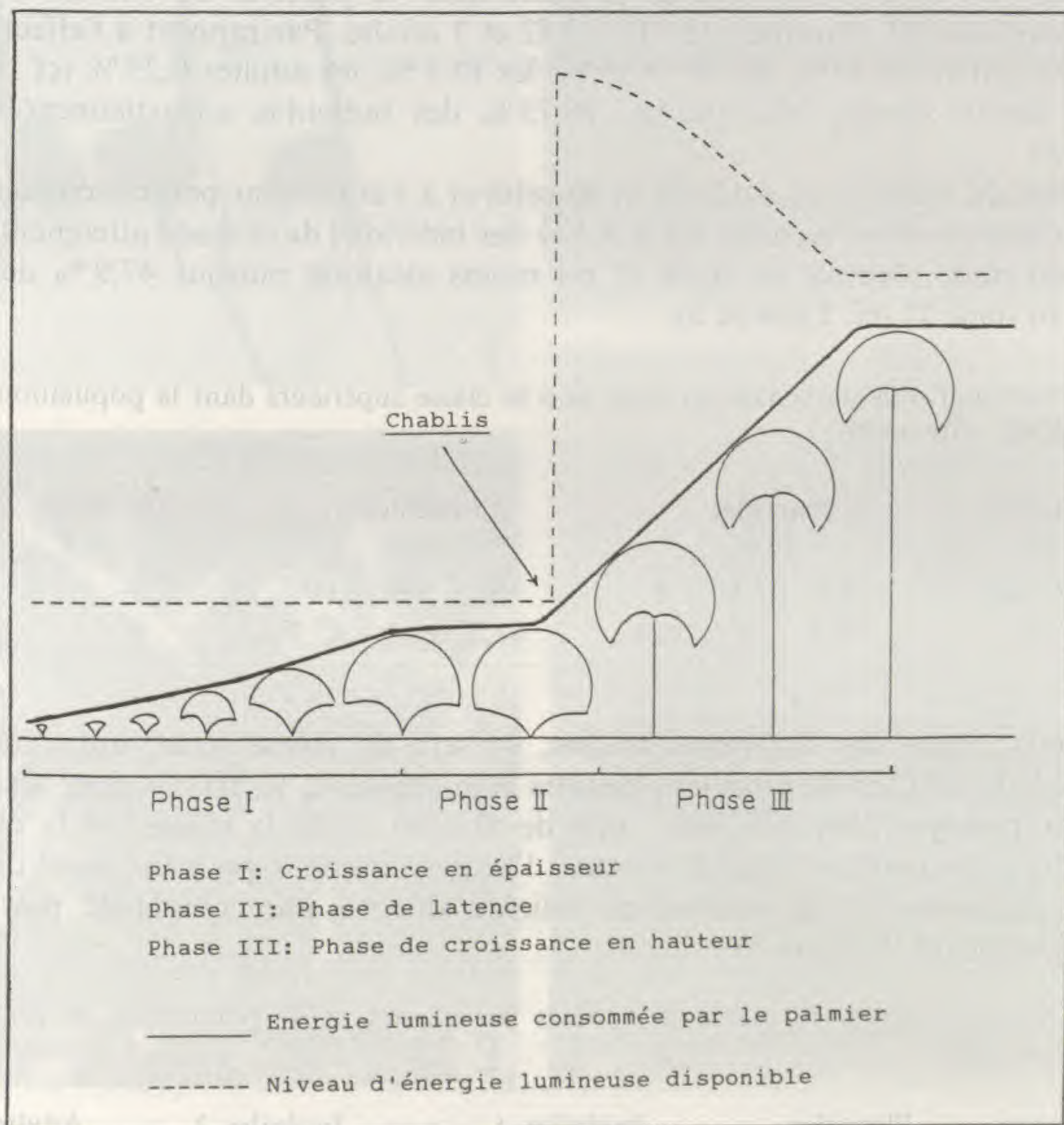


Fig. 3. — Représentation schématique du développement de **Jessenia bataua** subsp. **oligocarpa** et courbe bioénergétique de sa croissance (d'après DE GRANVILLE, 1978).

niveaux d'énergie lumineuse, deux individus adultes peuvent être plus jeunes que des palmiers bloqués au stade J2.

Nos observations sur *Jessenia bataua* confirment celles de DE GRANVILLE sur les phénomènes de croissance d'une espèce très proche, *Oenocarpus bacaba*, phénomènes qu'il généralise à d'autres palmiers du modèle de Corner et que nous corroborons ici (Fig. 3).

L'effectif des juvéniles 2 dans la parcelle est de 12 individus.

— *Le stade adulte*.

Ce sont les individus ayant acquis leur maturité sexuelle. Leur stipe, d'une hauteur comprise entre 20 et 30 m, atteint souvent la voûte. Les individus peu stipités, n'ayant pas produit d'inflorescence, sont immatures et appartiennent donc au stade J2.

2. DÉMOGRAPHIE ET STRATÉGIE DE RÉGÉNÉRATION.

La population de *Jessenia* étudiée présente dans la parcelle un effectif total de 399 individus répartis en 261 plantules, 125 J1, 12 J2 et 1 adulte. Par rapport à l'effectif total, les plantules représentent 65,42 %, les J1 31,33 %, les J2 3 %, les adultes 0,25 % (cf. Tableau 1). Malgré une densité élevée, 1662 ind/ha, 96,75 % des individus appartiennent aux stades plantules ou J1.

Le passage du stade J1 au stade J2 et de celui-ci à l'arbre sont particulièrement difficiles puisque seulement et respectivement 9,6 et 8,3 % des individus de ce stade atteignent le suivant. Le passage du stade plantule au stade J1 est moins aléatoire puisque 47,9 % des plantules parviennent au stade J1 (cf. Tableau 2).

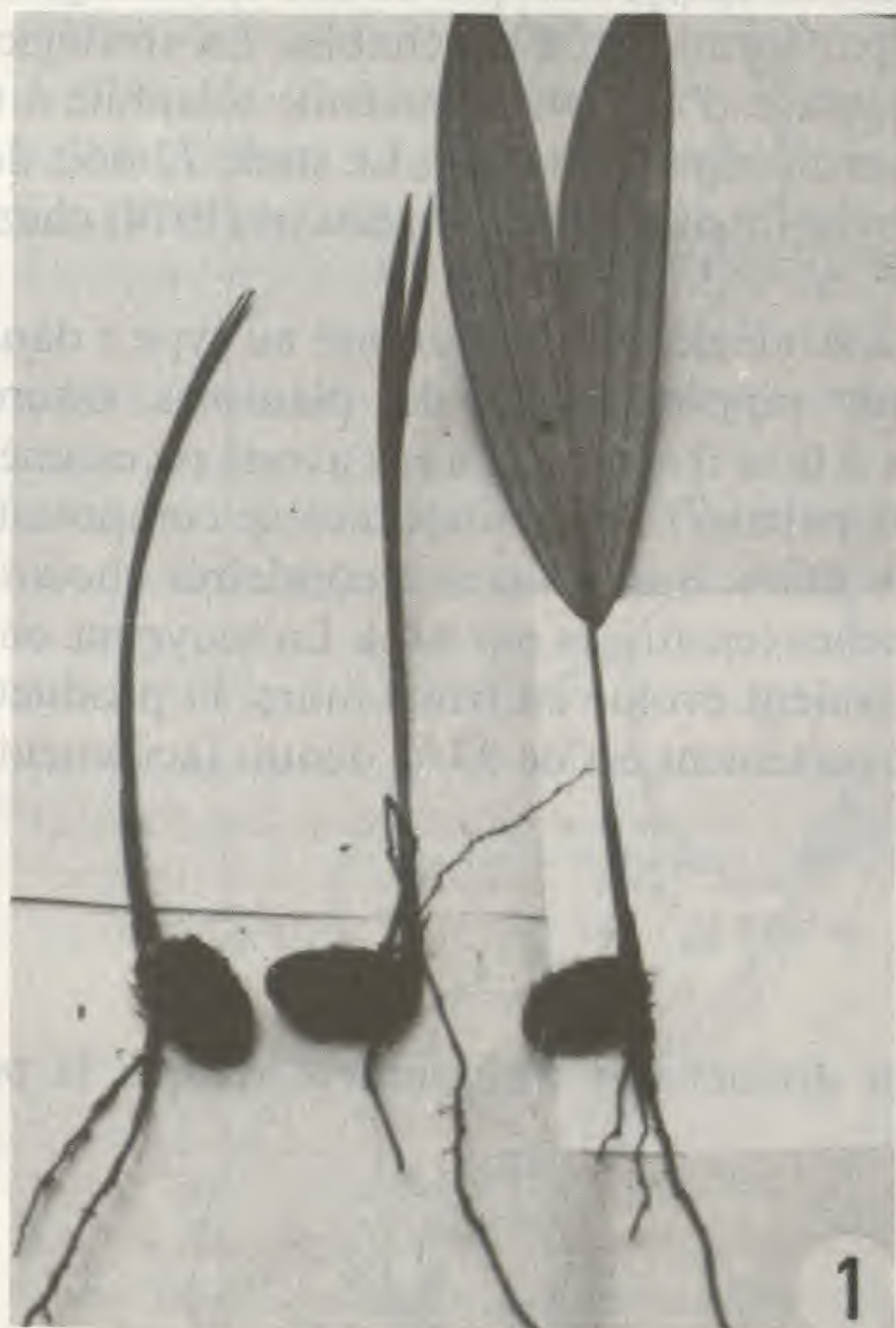
TABLEAU 2 : % d'individus parvenant au stade et à la classe supérieurs dans la population de *Jessenia bataua* subsp. *oligocarpa*.

STADES	Plantules			Juvéniles 1			Juvéniles 2
%	47,9			9,6			8,3
CLASSES	F2	F4	I	II	III	IV	—
%	40,3	96	30,5	81,2	61,1	92,3	8,3

En tenant compte des différentes classes, au sein du même stade, individus à feuilles bifides et quadrifides (f2 et f4) pour les plantules et les classes I, II, III, IV pour les juvéniles 1, on note deux passages plus difficiles : celui de f2 à f4 et de la classe I à la classe II (cf. Tableau 2). Ils correspondent respectivement à l'acquisition de la première paire de folioles et à une nette augmentation du nombre de folioles, donc à une complexité morphologique foliaire plus grande (cf. Tableau 3).

TABLEAU 3 : Nombre moyen de paires de folioles par classes de la population de *Jessenia bataua* subsp. *oligocarpa*.

STADES	Plantules		Juvéniles 1				Juvéniles 2	Adultes
CLASSES	F2	F4	I	II	III	IV	—	—
N	0	1	9	24	29	36	55	87







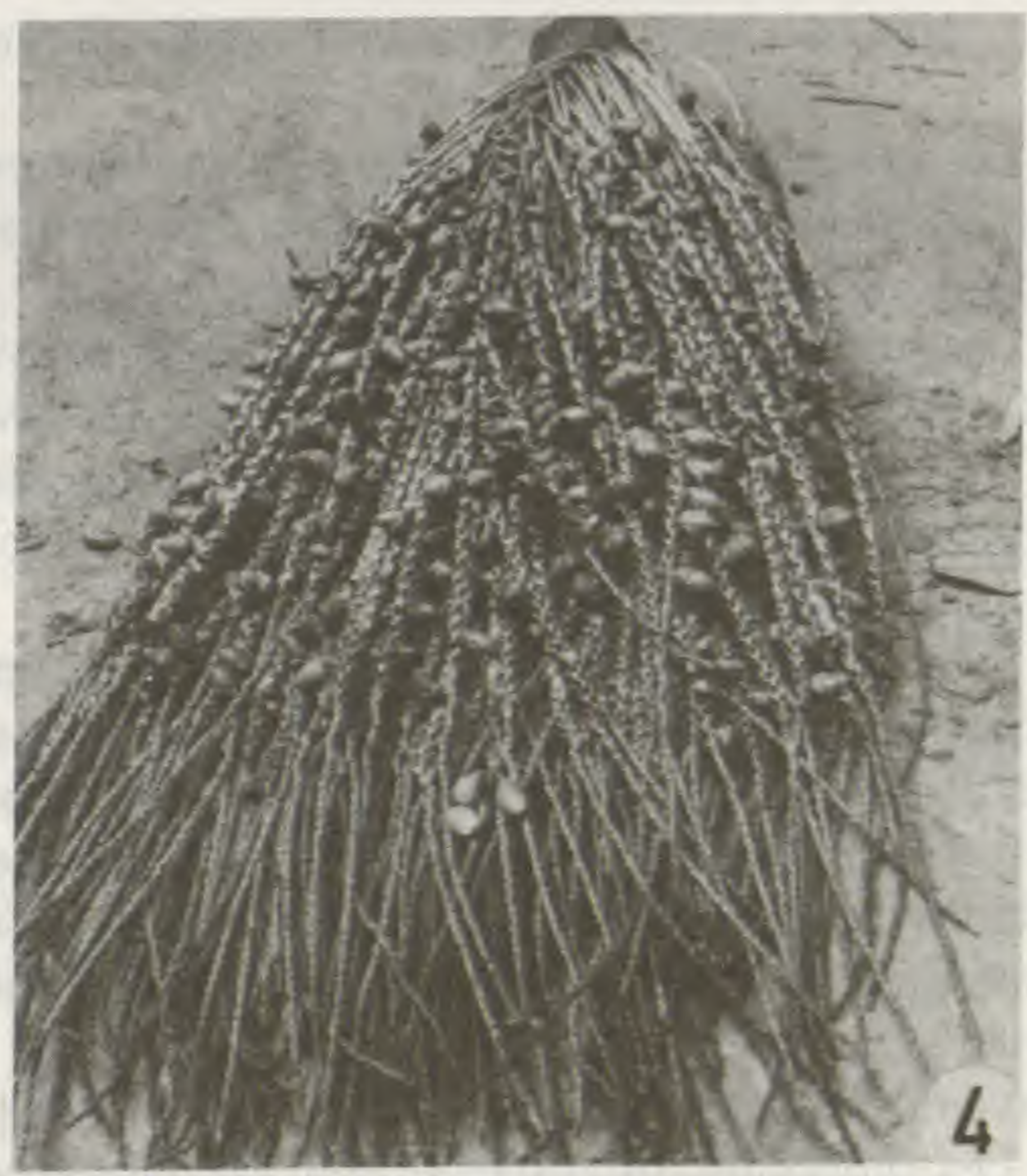


Fig. 4. — **Jessenia bataua** subsp. **oligocarpa** : **1**, **2**, jeunes plantules à faible degré de division des feuilles ; **3**, germinations in situ ; **4**, infrutescence montrant le taux élevé d'avortement.

Jusqu'au J2, les juvéniles se contentent de conditions lumineuses du sous-bois pour assurer leur croissance. Pour atteindre le stade adulte, ils nécessitent par contre un changement des conditions mésologiques : l'apport de lumière par formation d'un chablis. La stratégie de régénération de cette espèce se caractérise par le passage d'une phase juvénile sciaphile à une phase héliophile, seule susceptible de permettre l'accroissement du stipe. Le stade J2 doit donc être considéré comme une phase homéostatique provisoire décrite par OLDEMAN (1974) chez les arbres d'avenir.

La population de *Jessenia* étudiée présente une stratégie qui s'apparente au type r dans la mesure où seul un très faible nombre d'adultes, par rapport à celui des plantules, assure le maintien de la population. A partir d'individus pris à titre d'exemple, nous avons pu estimer la production de fruits (cf. Fig. 4, *4*, infrutescence du palmier). L'infrutescence se composait de 247 axes florifères portant effectivement 752 fruits mûrs. Sur 25 axes secondaires choisis au hasard, nous avons compté le nombre de fleurs femelles (cicatrices par axe). La moyenne en est de 101 fleurs par axe. Si toutes les fleurs femelles avaient évolué en fruits mûrs, la production aurait été de 24.947 fruits (101 × 247). Le taux d'avortement est de 97 % déduit facilement du calcul :

$$1 - \frac{752}{24947} = 97\,\%$$

Le fait que 3 % seulement des fleurs puissent donner des fruits mûrs, indique la perte importante au niveau de la production de fruits.

3. Répartition spatiale et cartographie.

Les effectifs élevés de la parcelle permettent une analyse qualitative et quantitative. La répartition des individus composant la population est mieux comprise si l'on analyse la distribution de chaque stade de développement.

Les plantules ont une distribution agrégative (test d'ajustement à une loi de Poisson $S^2/x = 20,57$ significatif à $p = 5\,\%$) alors que les juvéniles suivent une distribution aléatoire ($S^2/x = 1,30$; $n = 50$; $p = 5\,\%$). Enfin, la population prise dans son ensemble présente une distribution agrégative ($S^2/x = 11,44$; $n = 50$; $p = 5\,\%$) qui est donc uniquement due à la distribution groupée des plantules.

La cartographie fait ressortir, en premier lieu, 3 îlots de plantules (cf. Fig. 5, A, B, C). Le groupe A est composé en majorité d'individus à feuilles quadrifides (33/50 soit 66 % de l'effectif total). Le groupe B compte 35 plantules à feuilles bifides (81,4 % de l'effectif, total = 43) et 8 à feuilles quadrifides. Ces deux groupes proviennent de la germination des graines produites par le stipe couché au sol et déjà mort au moment de l'observation. Enfin le troisième ensemble C, situé au pied du producteur est constitué de très jeunes plantules dont la première feuille, encore unique, sort à peine de la gaine (Fig. 4, *3*). Les groupes de plantules reçoivent respectivement 1,6 %, 2,7 %, 1,8 % de l'intensité lumineuse de plein découvert.

Les individus au stade J2 ont été numérotés de 1 à 12 afin de mettre en évidence les relations pouvant exister entre leur position et l'énergie lumineuse reçue. Les individus numérotés de 1 à 8 se situent près de troncs couchés au sol ou de souches mortes, donc au sein d'anciens chablis (Fig. 5). Seul l'individu n° 3 a pu initier une phase de croissance en hauteur ;

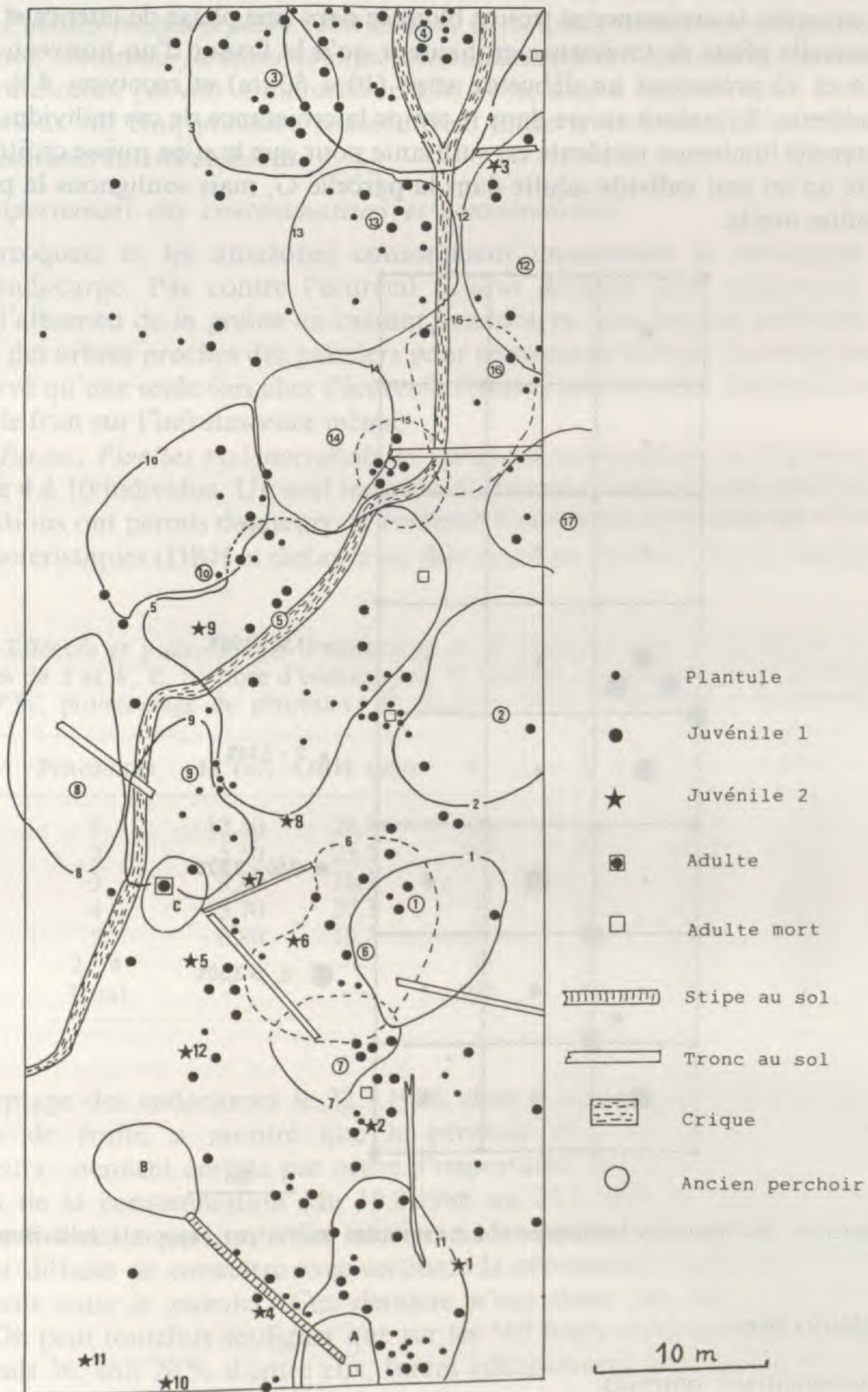


Fig. 5. — Cartographie des individus de la population de **Jessenia bataua** subsp. **oligocarpa**.

son stipe atteint 6 m. Les espèces cicatricielles ayant reconstitué la voûte avant que le stipe n'atteigne la canopée, la croissance se trouve bloquée dans une phase de latence et il ne pourra initier une nouvelle phase de croissance en hauteur qu'à la faveur d'un nouveau chablis. Les individus 5, 6 et 12 présentent un début de stipe (10 à 50 cm) et reçoivent 4 % de l'énergie lumineuse incidente. Il faudrait suivre dans le temps la croissance de ces individus pour savoir si 4 % de l'intensité lumineuse incidente est suffisante pour que le stipe puisse croître.

Il n'existe qu'un seul individu adulte dans la parcelle G, mais soulignons la présence de 5 souches d'adultes morts.

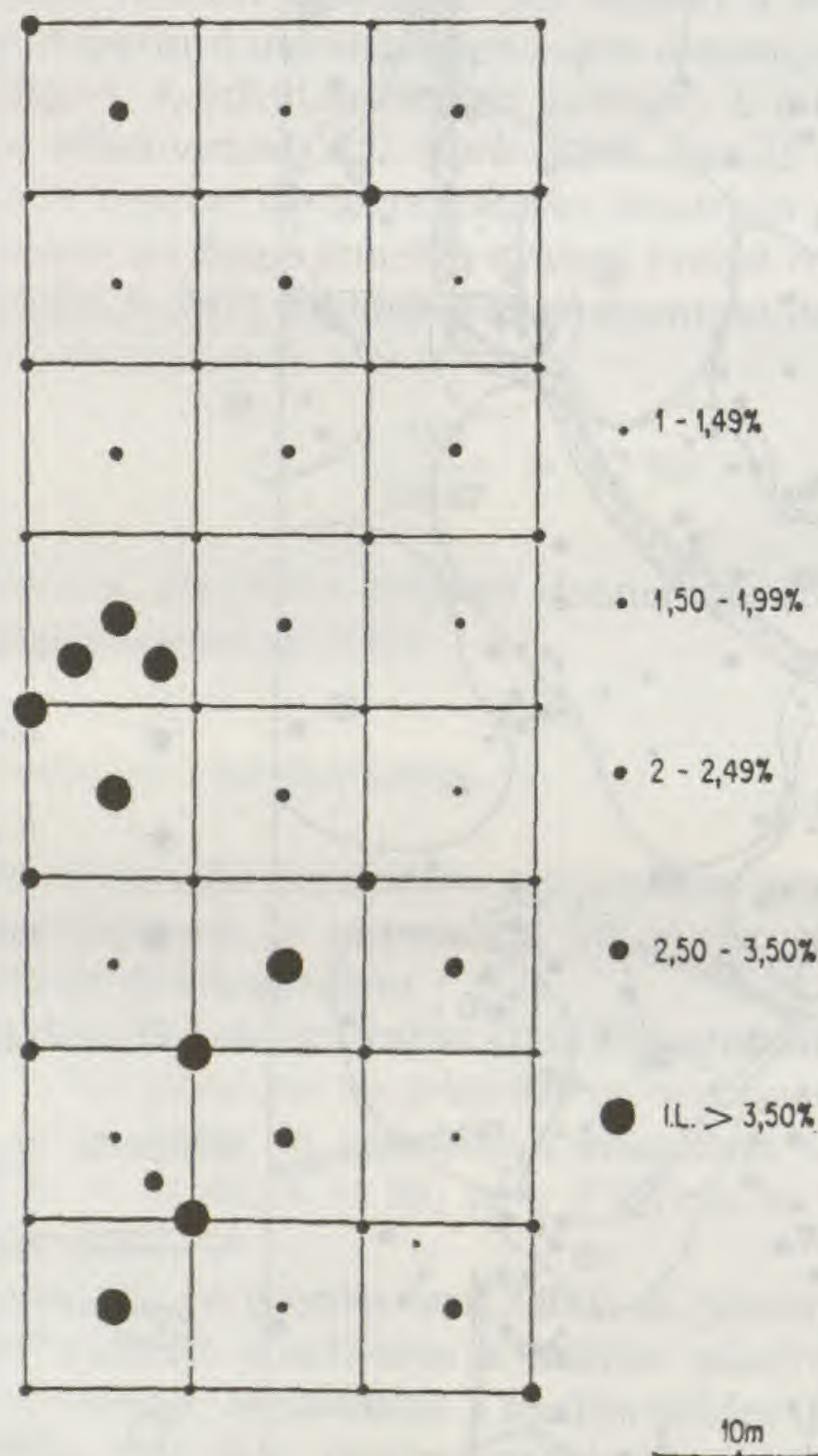


Fig. 6. — Répartition des intensités lumineuses (I.L.) exprimées en %, par rapport à celle enregistrée en plein découvert.

4. Dissémination.

— *Consommateurs observés.*

Une première observation qualitative les 14 et 15.7.1986 sous un adulte producteur de 20 m de hauteur et porteur d'une infrutescence âgée ne comptant plus que quelques fruits, nous

a permis de reconnaître les différents consommateurs. Ce sont : *Pionus fuscus* (*Psittacidae*, perroquet), *Pionites melanocephala* (*Psittacidae*, perroquet), *Amazona ochrocephala* (*Psittacidae*, amazone), *Amazona farinosa* (*Psittacidae*, amazone) et l'écureuil *Sciurus aestuens*. Une seconde infrutescence parvint à maturité le 19.8.1986, date à laquelle nous avons commencé nos observations sur cinq journées consécutives. Entre le 19.8.1986 et le 23.8.1986 seuls *P. fuscus* et *S. aestuens* furent observés.

— *Comportement des consommateurs et consommation.*

Les perroquets et les amazones consomment uniquement le mésocarpe du fruit et relâchent l'endocarpe. Par contre l'écureuil *Sciurus aestuens* peut consommer en plus du mésocarpe, l'albumen de la graine en cassant l'endocarpe. Les oiseaux préfèrent se poser sur les branches des arbres proches des palmiers pour consommer le fruit. Le même comportement n'a été observé qu'une seule fois chez l'écureuil. Celui-ci peut en effet descendre au sol ou bien consommer le fruit sur l'infrutescence même.

Pionus fuscus, Pionites melanocephala et *Amazona ochrocephala* se déplacent en groupes constitués de 4 à 10 individus. Un seul individu d'*Amazona farinosa* a été observé le 14.7.1986. Nos observations ont permis de mettre en évidence 5 perchoirs numérotés de 1 à 5 (P1 à P5) et dont les caractéristiques (DBH et distance au palmier) sont indiqués dans le Tableau 4.

TABLEAU 4 : Effectifs et pourcentages d'endocarpe et de plantules sous les perchoirs. (2 4, partie des couronnes de 2 et 4 ; E, nombre d'endocarpes ; P, nombre de plantules ; E %, pourcentage d'endocarpes ; P %, pourcentage de plantules ; D, distance entre le perchoir et le palmier).

PERCHOIRS	D (m)	DBH (cm)	E	P	E %	P %
1	12,50	28,6	28	16	7,69	7,34
2	5,50	25,1	147	103	40,39	47,25
3	9,80	26,1	7	6	1,92	2,75
4	5,70	27,3	70	35	19,23	16,06
5	0,80	10,2	57	33	15,66	15,14
2 4	—	—	55	25	15,11	11,46
Total	—	—	364	218	100	100

Le comptage des endocarpes le 22.7.1986, date à laquelle la première infrutescence ne portait plus de fruits, a montré que le perchoir nº 2 est le plus fréquenté par les consommateurs ; viennent ensuite par ordre d'importance décroissante les perchoirs 4, 5 et 1. L'estimation de la consommation (du 19.8.1986 au 23.8.1986, cf. Tableau 5) confirme ces résultats. Du fait de la proximité des couronnes des perchoirs 2, 4 et 5 (cf. Fig. 7) avec le palmier il est difficile de connaître avec certitude la provenance exacte des endocarpes situés immédiatement sous le palmier. Ces derniers n'ont donc pas été comptabilisés dans le Tableau 4. On peut toutefois souligner que sur les 163 fruits consommés en grande partie par *P. fuscus*, seuls 36, soit 20 % d'entre eux, furent effectivement consommés sur l'infrutescence (cf. Tableau 5).

Nous avons dénombré 417 endocarpes sous le palmier (surface de 4 m²) et seulement 8 plantules. Cette très faible densité en plantules a été observée sous d'autres adultes. Toutefois

TABLEAU 5 : Consommation journalière (en nombre de fruits) et consommateurs des fruits de *Jessenia bataua* subsp. *oligocarpa* (du 19.8.1986 au 23.8.1986) sur chaque perchoir et sur le palmier.

Date	Perchoirs 1	2	3	4	5	Palmier	*Pionus fuscus*	*Sciurus aestuens*
19	2	20	1	12	4	7	45	1
20	0	48	0	2	0	6	54	2
21	0	22	0	1	2	8	29	4*
22	0	16	0	1	0	7	18	6
23	0	4	0	0	0	0	4	0
Total	2	110	1	16	6	28	150	13

(*) : dont 2 endocarpes rongés.

ce phénomène ne se répète pas chaque fois. Les raisons d'un faible taux de germination sous certains *Jessenia* adultes mériteraient d'être recherchées.

A l'exception de P5, les perchoirs sont des arbres de la canopée (DBH > 20 cm). Les perchoirs 2 et 4 sont à la fois les plus proches du palmier et les plus fréquentés. P1 se situe au pôle distal d'un chablis (RIERA, 1983) et de ce fait beaucoup plus accessible que P3 dont la distance au palmier est pourtant plus faible. Pour cette raison, les perroquets et les amazones s'y perchent plus fréquemment que sur P3. Enfin, le taux de fréquentation relativement élevé de P5 est uniquement dû à la très faible distance (0,80 m) qui le sépare du palmier.

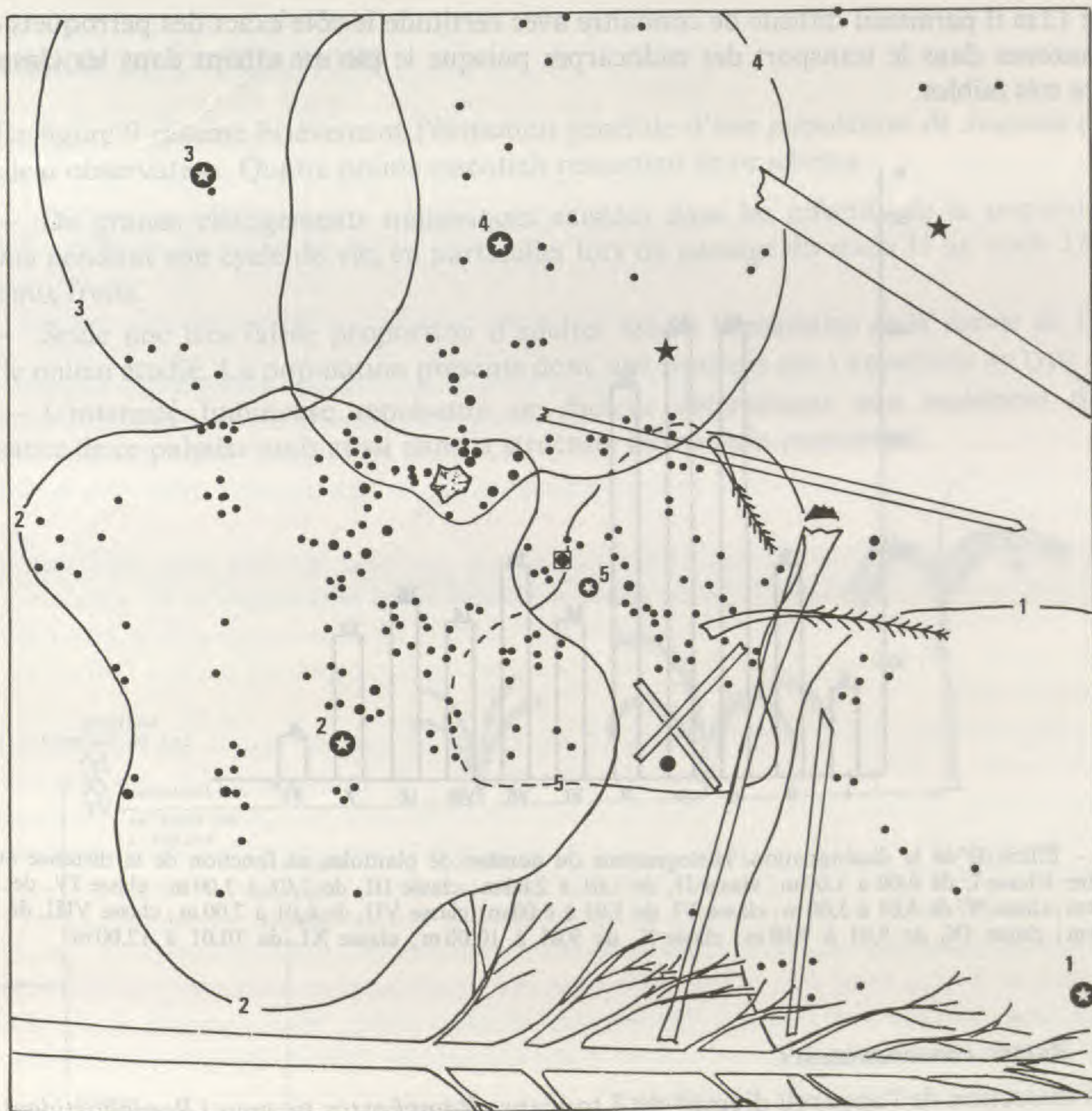
En résumé, les perchoirs sont des arbres de la voûte forestière situés à une distance du palmier producteur comprise entre 5,50 et 12,50 m ; les arbres les plus proches étant les plus fréquentés.

Les plantules suivent une distribution agrégative ($S^2/x = 5{,}09$ significatif pour $p = 5\,\%$) qui se traduit par la présence de trois grands ensembles. Ces derniers sont bien délimités dans un plan, par la projection au sol des couronnes des trois principaux perchoirs P2, P4 et P5 (Fig. 7). Enfin, la fréquence des endocarpes et celle des plantules sous les perchoirs ne diffèrent pas de façon significative ($X^2 = 1{,}47$; $p = 1\,\%$; ddl = 5). Le type de répartition spatiale des plantules est donc, dans ce cas, directement induit par le comportement des consommateurs.

Dans la parcelle, nous avons recherché les anciens perchoirs possibles proches des 5 souches mortes de *Jessenia* en nous basant sur leurs caractéristiques citées plus haut (DBH > 20 cm, distance < 10 m). La figure 5 montre que la répartition des individus est en grande partie due aux perchoirs probables. L'arbre n° 9 semble servir de perchoir pour les consommateurs visitant le pied adulte. Les résultats obtenus lors de nos observations des consommateurs se vérifient donc également en parcelle G par la cartographie des individus.

— *Efficacité de la dissémination par les perroquets et les amazones.*

La dissémination a été estimée en regroupant les plantules par classes de distance par rapport au pied producteur (cf. Fig. 8). Il apparaît un pic au niveau des classes > 2-3 m (N = 40), > 3-4 m (N = 40) et > 4-5 m (N = 35). Seules 4 plantules se situent entre 10 et 12 m. Au-



5m

• Plantule à feuilles bifides

• Plantule à feuilles quadrifides

● Juvénile 1

★ Juvénile 2

Pied adulte

Souche d'un arbre mort

Tronc au sol

Perchoir

N ⟶ S

Fig. 7. — Cartographie des plantules sous un pied producteur de **Jessenia bataua** subsp. **oligocarpa**.

delà de 12 m il paraissait difficile de connaître avec certitude le rôle exact des perroquets et/ou des amazones dans le transport des endocarpes puisque le pic est atteint dans les classes de distance très faibles.

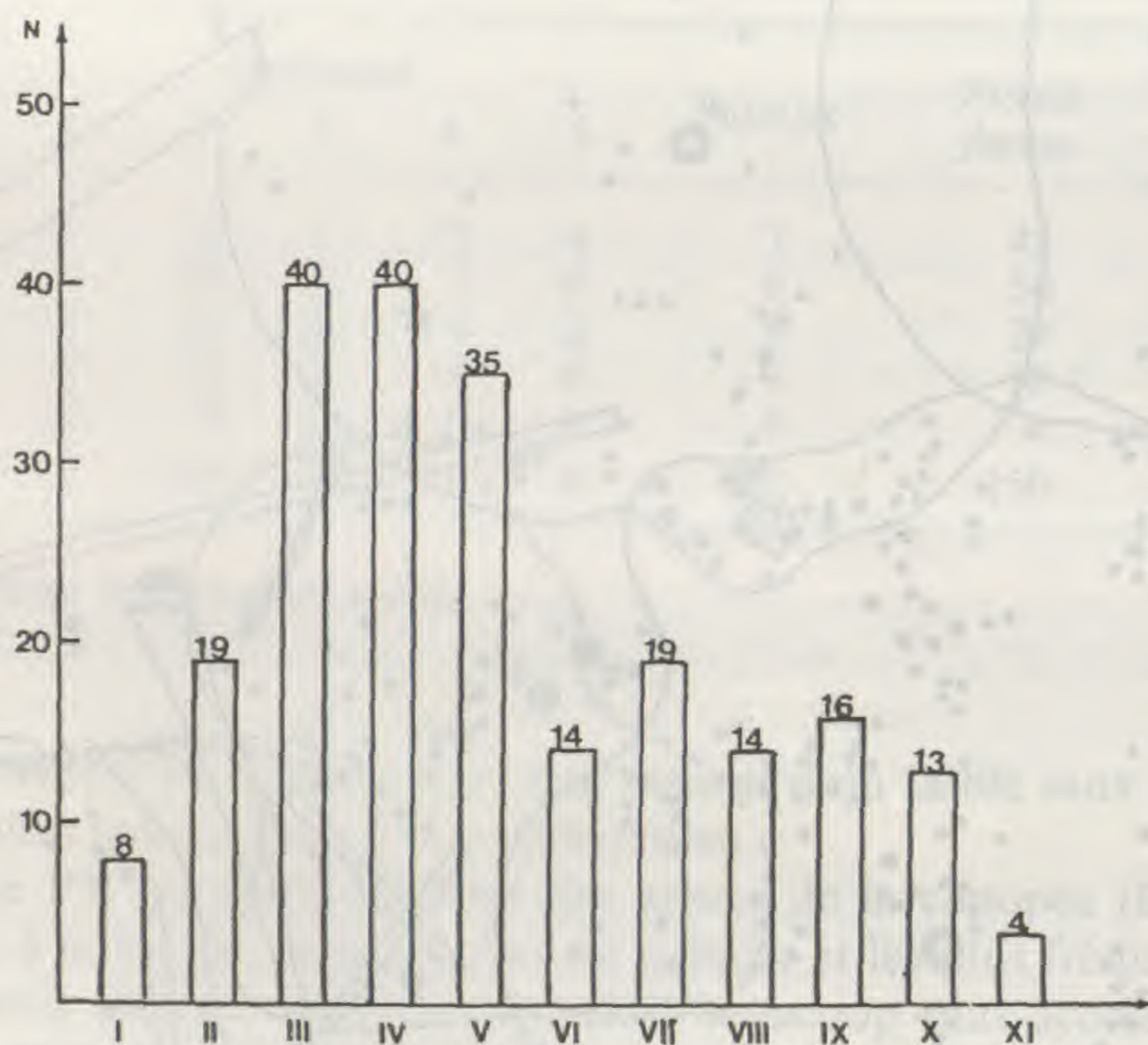


Fig. 8. — Efficacité de la dissémination. Histogramme du nombre de plantules en fonction de la distance au pied adulte. Classe I, de 0,00 à 1,00 m ; classe II, de 1,01 à 2,00 m ; classe III, de 2,01 à 3,00 m ; classe IV, de 3,01 à 4,00 m ; classe V, de 4,01 à 5,00 m ; classe VI, de 5,01 à 6,00 m ; classe VII, de 6,01 à 7,00 m ; classe VIII, de 7,01 à 8,00 m ; classe IX, de 8,01 à 9,00 m ; classe X, de 9,01 à 10,00 m ; classe XI, de 10,01 à 12,00 m.

— *Autres consommateurs.*

La dissection de l'appareil digestif de 2 toucans, *Ramphastos tucanus* (*Ramphastidae*), lors d'une mission sur l'Armontabo en mai 1985 (affluent de l'Oyapock, cf. Fig. 1) a permis de constater la présence de deux endocarpes de *Jessenia* dans le jabot. Le toucan consomme le péricarpe du fruit et régurgite l'endocarpe. Le maraille, *Penelope marail* (*Galliforme cracidae*), consomme également les fruits de ce palmier (Charles-Dominique, comm. pers.).

Howe & Schupp (1985) dans leur étude sur la dissémination des graines de *Virola surinamensis* (*Myristicacae*), à Panama, ont montré que les toucans, *Ramphastos sulfuratus* et *R. swainsonii*, ainsi que le maraille *Penelope purpurascens*, transportent fréquemment les graines sur une distance supérieure à 20 m. Nous avons effectué des observations analogues sur le lieu d'étude à propos de *Virola surinamensis* et *Ramphastos tucanus*. Il est donc probable que le toucan et le maraille soient également, pour les fruits de *Jessenia*, des disséminateurs plus efficaces que ne le sont les perroquets et les amazones.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La figure 9 résume brièvement l'évolution générale d'une population de *Jessenia* dans la parcelle d'observation. Quatre points essentiels ressortent de ce schéma :

— De grands changements numériques existent dans les effectifs de la population de *Jessenia* pendant son cycle de vie, en particulier lors du passage du stade J1 au stade J2 et des fleurs aux fruits.

— Seule une très faible proportion d'adultes assure le maintien et la survie de l'espèce dans le milieu étudié. La population présente donc une stratégie qui s'apparente au type r.

— L'intensité lumineuse représente un facteur déterminant non seulement dans la croissance de ce palmier mais aussi dans la structure même de la population.

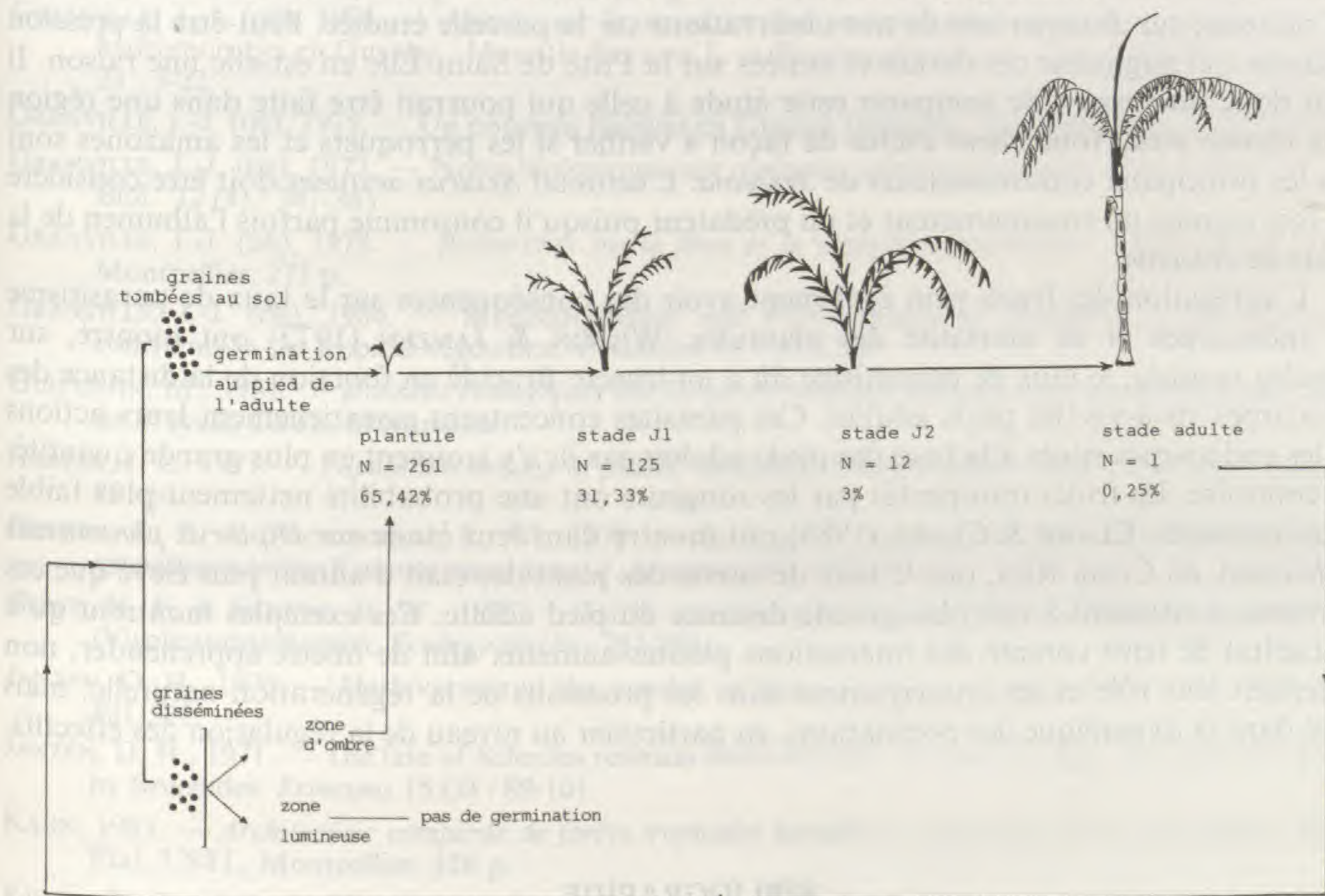


Fig. 9. — Évolution d'une population de **Jessenia bataua** subsp. **oligocarpa** ; les % sont ceux observés en parcelle G.

Quelles sont les causes de la forte mortalité des plantules et des stades juvéniles ? Bien que encore inconnues, elles doivent être recherchées parmi les besoins énergétiques requis pour le passage d'un stade à l'autre.

Cette hypothèse devrait être testée en conditions expérimentales contrôlées, mais aussi *in situ*, de façon à connaître les besoins nécessaires à la germination (intensité lumineuse, profil hydrique) et à la croissance.

Notre méthode est basée, non sur l'âge des palmiers, difficile à estimer, mais sur des phases écomorphologiques correspondant à des phases de croissance. La signification de ces phases, notamment des phases de latence que connaît cette espèce au cours de son cycle de développement, pourrait être précisée par une meilleure connaissance de l'influence des facteurs du milieu, en particulier de l'intensité lumineuse sur les taux de croissance.

Les perroquets, *Pionus fuscus, Pionites melanocephala* et les amazones *Amazona farinosa* sont, d'après nos observations, les principaux consommateurs de fruits de *Jessenia*. Par leur comportement, ils provoquent la distribution agrégative des plantules sous des arbres de la voûte forestière, proches du palmier producteur qu'ils utilisent comme perchoir. L'efficacité de la dissémination est de ce fait très faible puisque les plantules se situent, en majorité, à une distance comprise entre 2 et 5 m du pied producteur. Si les toucans *Ramphastos tucanus* et les marailles *Penelope marail* sont connus pour être des consommateurs de fruits de *Jessenia* et vraisemblablement des disséminateurs efficaces pour d'autres espèces, nous n'avons pas noté leur présence sur *Jessenia* lors de nos observations sur la parcelle étudiée. Peut-être la pression de chasse qui augmente ces dernières années sur la Piste de Saint-Élie en est-elle une raison. Il serait donc intéressant de comparer cette étude à celle qui pourrait être faite dans une région où la chasse serait totalement exclue de façon à vérifier si les perroquets et les amazones sont bien les principaux consommateurs de *Jessenia*. L'écureuil *Sciurus aestuens* doit être considéré à la fois comme un consommateur et un prédateur puisqu'il consomme parfois l'albumen de la graine de *Jessenia*.

L'agrégation des fruits peut également avoir des conséquences sur le taux de parasitisme des endocarpes et de mortalité des plantules. WILSON & JANZEN (1972) ont montré, sur *Scheelea rostrata*, le taux de parasitisme dû à un insecte Brucidé en fonction de la distance des endocarpes vis-à-vis des pieds adultes. Ces parasites concentrent essentiellement leurs actions sur les endocarpes situés à la base des pieds adultes car ils s'y trouvent en plus grande quantité. Au contraire, les fruits transportés par les rongeurs ont une probabilité nettement plus faible d'être parasités. CLARK & CLARK (1984) ont montré dans leur étude sur *Dipteryx panamensis* (*Fabaceae*), au Costa Rica, que le taux de survie des plantules était d'autant plus élevé que ces dernières se situaient à une plus grande distance du pied adulte. Ces exemples montrent qu'il est capital de tenir compte des interactions plantes-animaux afin de mieux appréhender, non seulement leur rôle et ses conséquences dans les processus de la régénération naturelle, mais aussi dans la dynamique des populations, en particulier au niveau de la régulation des effectifs.

BIBLIOGRAPHIE

BANNISTER, B. A., 1970. — Ecological cycle of Euterpe globosa. *In* ODUM, H. T. & PIGEON, R. F. (eds), *A tropical rain forest* : 299-314.

BROWN, K. E., 1976. — Ecological studies on the Cabbage palm, Sabal palmeto. Dispersal predation and escape of seeds. *Principes* 20 : 49-55.

BOULET, R., 1978. — Existence de systèmes à forte différenciation latérale en milieu ferrallitique guyanais : un nouvel exemple de couverture pédologique en déséquilibre. *Sc. sol* 2 : 75-82.

BULLOCK, S. M., 1980. — The demography of an undergrowth palm in littoral Cameroun. *Biotropica* 12 (4) : 247-255.

CHARLES-DOMINIQUE, P., ATRAMENTOWICZ, M., CHARLES-DOMINIQUE, M., GÉRARD, H., HLADICK, A., HLADICK, C.-M., PRÉVOST, M.-F., 1981. — Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise : inter-relations plantes-animaux. *Rev. Écol.* (Terre Vie) 35 : 341-435.

CLARK, A. & CLARK, D. B., 1984. — Spacing dynamics of a tropical rain forest tree : Evaluation of the Janzen-Connell Model. *The American Naturalist* 124 (6) : 769-788.

CORNER, E. J. H., 1966. — *The natural history of palms.* Weisdenfeld & Nicholson eds., London, 396 p.

DIRZO, R. & SARUKHAN, J., 1984. — *Perspective on plant population ecology. In* DIRZO & SARUKHAN, Assoc. inc. Sunderland, Massachussets, 478 p.

FORESTA, H. (DE), 1981. — *Premiers temps de la régénération naturelle après exploitation papetière en forêt tropicale humide : ARBOCEL, Guyane française.* Thèse 3[e] cycle, USTL Montpellier, 113 p.

GLANZ, W. E., THORINGTON, R. W. Jr, GIACOLONE, MADDEN, J., HEANEY, L. R., 1983. — Seasonal food use and demographic trends in Sciurus granatensis. *In* : *The Ecology of a tropical rain forest, Seasonal rythms and long term changes,* LEIGH, E. G. Jr, RAND, A. S., WINDSOR, A. M. (eds) : 239-251, Oxford University Press.

GRANVILLE, J.-J. (DE), 1974. — Aperçu sur la structure des pneumatophores de deux espèces des sols hydromorphes en Guyane : Mauritia flexuosa L. et Euterpe oleracea L. *Cah. ORSTOM*, ser. Biol., 23 : 3-22.

GRANVILLE, J.-J. (DE), 1975. — Un nouveau Palmier en Guyane française. *Adansonia*, ser. 2, 14 : 553-559.

GRANVILLE, J.-J. (DE), 1977. — Notes biologiques sur quelques palmiers guyanais. *Cah. ORSTOM*, ser. Biol. 12 (4) : 347-363.

GRANVILLE, J.-J. (DE), 1978. — *Recherches sur la flore et la végétation guyanaises.* Thèse d'État, USTL Montpellier, 272 p.

GRANVILLE, J.-J. (DE), 1984. — Monocotyledons and Pteridophytes as indicators of environmental contraints in the tropical vegetation. *Candollea* 39 : 265-269.

GUILLOTIN, M., 1981. — *Données écologiques sur les petits rongeurs forestiers de Guyane française.* Thèse de 3[e] cycle, USTL, Montpellier.

HARPER, J. L., 1977. — *Population biology of plants.* Academic Press, London, New York, San Francisco, 891 p.

HEANEY, L. R. & THORINGTON, R. W., 1978. — Ecology of neotropical red tailed squirrel Sciurus granatensis in the Panama canal zone. *J. Mammal* 59 : 846-851.

HOWE, H. F. & SCHUPP, E. W., 1985. — Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (Virola surinamensis). *Ecology* 66 (3) : 781-791.

JANZEN, D. H., 1970. — Herbivores and the number of trees species in tropical forests. *Am. Nat.* 104 : 501-528.

JANZEN, D. H., 1971. — The fate of Scheelea rostrata fruits beneath the parent trees : predispersal attacks by Bruchides. *Principes* 15 (3) : 89-101.

KAHN, 1983. — *Architecture comparée de forêts tropicales humides et dynamique de la rhizosphère.* Thèse État, USTL, Montpellier, 426 p.

KILTIE, R. A., 1981. — Distribution of palm fruits on a rain forest floor : why white-lipped peccaries forage near objects. *Biotropica* 13 (12) : 141-145.

LESCURE, J. P., PUIG, H., RIERA, B., LECLERC, D., BEEKHAN, G., BENETEAU, A., 1983. — La phytomasse épigée d'une forêt dense en Guyane française. *Acta Œcologica, Œcol. Gener.*, 4 (3) : 237-251.

OLDEMAN, R. A. A., 1974. — Écotopes des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt guyanaise. *La terre et la Vie* 28 : 487-520.

PRÉVOST, M. F., 1981. — Mise en évidence de graines d'espèces pionnières dans le sol de forêt primaire en Guyane. *Turrialba* 31 (2) : 121-127.

PUIG, H., 1979. — Production de litière en forêt guyanaise : résultats préliminaires. *Bull. Soc. Hist. nat. Toul.* 119 (3-4) : 338-345.

PUIG, H. & LESCURE, J. P., 1981. — Étude de la variabilité floristique dans la région de la piste de Saint-Élie. *Bull. ECEREX* 3 : 25-29.

RABOTNOV, T. A., 1964. — The biology of monocarps perenial meadow plants. *Bull. Moscow. Soc. Nat.* 69 : 57-66.

RABOTNOV, T. A., 1978. — Structure and methods of studying coenoti population of perennial herbaceous plants. *J. Ecol.* 9 : 99-105.

RIERA, B., 1983. — *Chablis et cicatrisation en forêt guyanaise*. Thèse de 3e cycle, U.P.S., Toulouse.

SABATIER, D., 1983. — *Fructification et dissémination en forêt guyanaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses*. Thèse de 3e cycle, USTL, Montpellier, 238 p.

SARUKHAN, J., 1974. — Studies on plant demography, Ranunculus repens L., R. bulbosus L., R. acris L. II. Reproductive strategies and seeds population dynamics. *J. Ecol.* 62 : 151-177.

SARUKHAN, J., 1978. — Studies on demography of tropical trees. *In* TOMLINSON, P. B. & ZIMMERMAN, M. M. (eds), *Tropical trees as living systems*, Cambridge University Press : 163-184.

SARUKHAN, J. & HARPER, J.L., 1973. — Studies on plant demography, Ranunculus repens L., R. bulbosus L., R. acris L. I. Population flux and survivorship. *J. Ecol.* 61 : 675-707.

SARUKHAN, J. & GADGIL, M., 1974. — Studies on plant demography, Ranunculus repens L., R. bulbosus L., R. acris L. III. A mathematical model incorporating multiple of reproduction. *J. Ecol.* 62 : 921-936.

SAVAGE, A. J. P. & ASHTON, P. S., 1983. — The population structure of the double coconut and other Seychelles Palms. *Biotropica* 15 (1) : 15-25.

SILVERSTOWN, J. W., 1982. — *Introduction to plant population ecology*. Longman (eds.), 209 p.

SIST, P., 1985. — *Régénération et dynamique des populations de quelques espèces de palmiers guyanais.* DEA, Université P.& M. Curie, Paris VI, 60 p.

SMYTHE, N., 1978. — The natural history of the central agouti (Dasyprocta punctata). *Smithson. Contrib. Zool.* 257 : 1-52.

VAN VALEN, L., 1975. — Life death and energy of a tree. *Biotropica* 7 : 259-269.

WHITE, J. & HARPER, J. L., 1970. — Correlated change in plant size and number plant population. *J. Ecol.* 58 : 467-487.

WILSON, D. E. & JANZEN, D. H., 1972. — Predation of Scheelea palm seed by Bruchids bettles : seed density and distance from parent palms. *Ecology* 53 : 954-959.

Achevé d'imprimer le 15 janvier 1988.

Le Bulletin du 2e trimestre de l'année 1987 a été diffusé le 30 octobre 1987.

IMPRIMERIE NATIONALE

7 564 003 5

BULLETIN DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des travaux traitant de divers aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique (fusionnée en 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimiques.

Dernières parutions dans la série B :

T. 28. Roquebert, M.-F. — Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogenèse chez quelques champignons microscopiques. 1981, 79 p., 23 f. de pl. : 14 fig., 4 tabl.

T. 29. Keddam-Malplanche, M. — Le pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon : Morphologie et tendances évolutives. 1985, 109 p., 45 fig., 16 pl., 18 tabl.

T. 30. Allorge, L. — Monographie des Apocynacées-Tabernaemontanoïdées américaines. 1985, 216 p., 76 pl.

T. 31. Poncy, O. — Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoideae) en Guyane française. 1985, 153 p., 37 fig., 11 pl.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

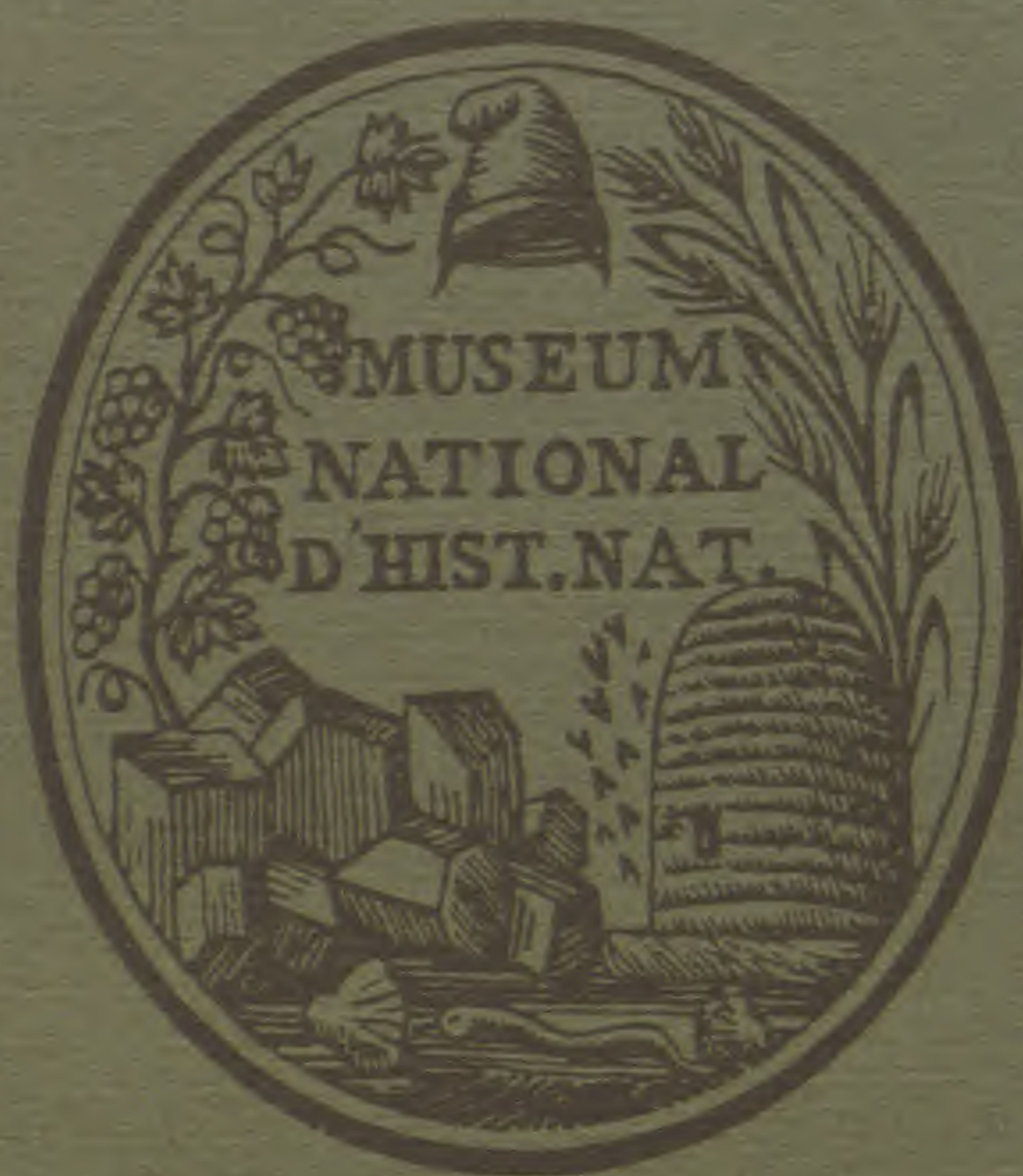
(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

— Flore de Madagascar et des Comores, 92 vol. parus.
— Flore du Gabon, 29 vol. parus.
— Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 23 vol. parus.
— Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 14 vol. parus.
— Flore du Cameroun, 29 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.31.35.21).

— Cryptogamie, Mycologie (CCP Paris 6.193.02 K)
— Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP Paris 4.481.43 T)
— Cryptogamie, Algologie (CCP Paris 14.522.31 T)


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.

ISSN 0240-8937

QK
.B922

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique

phytochimie

4[e] SÉRIE T. 9 1987 N° 4

Octobre-Décembre 1987

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. BRYGOO

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur PH. MORAT, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédacteur : J. JÉRÉMIE.
Comité de lecture : J. BOSSER, Paris ; E. BOUREAU, Paris ; F. EHRENDORFER, Vienne ; F. R. FOSBERG, Washington ; F. HALLÉ, Montpellier ; N. HALLÉ, Paris ; J.-L. HAMEL, Paris ; V. H. HEYWOOD, Reading ; L. A. S. JOHNSON, Sydney ; S. JOVET, Paris ; C. KALKMAN, Leiden ; L. LACOSTE, Paris ; J.-F. LEROY, Paris ; A. LE THOMAS, Paris ; R. LETOUZEY, Paris ; D. MOLHO, Paris ; R. E. G. PICHI-SERMOLLI, Perugia ; P. H. RAVEN, St Louis ; R. SCHNELL, Paris ; A. TAKHTAJAN, Léningrad ; M. VAN CAMPO, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc.

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 43.36.47.25. Ils sont examinés par les responsables de la revue, puis soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les *clés*.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscules, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

Illustrations : Le format maximum des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60. CCP Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60.

Abonnements pour l'année 1987 (Prix h.t.)

Abonnement général (Section A, B, C) : 1500 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 860 F.
Section B : *Adansonia*, botanique : 400 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 400 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 9, 1987, section B, *ADANSONIA*, nº 4.

SOMMAIRE — *CONTENTS*

BOSSER, J. — Description de deux nouvelles espèces de Clerodendrum L. (Verbenaceae) et identité de C. brunsvigioides Baker, C. insolitum Mold. et C. villosicalyx Mold. 341

Two new species of Clerodendrum L. (Verbenaceae) and identity of C. brunsvigioides Baker, C. insolitum Mold., and C. villosicalyx Mold.

SMITINAND, T. & PHAM-HOANG HO. — Nouvelles espèces d'Ericaceae d'Indochine. 349

New species of Ericaceae from Indochina.

HALLÉ, N. — Okoubaka Pellegrin & Normand est vraiment un genre de Santalaceae 355

Okoubaka Pellegrin & Normand a truly santalaceous genus.

JAFFRÉ, T., MORAT, PH., VEILLON, J.-M. & MACKEE, H. S. — Changements dans la végétation de la Nouvelle-Calédonie au cours du Tertiaire : la végétation et la flore des roches ultrabasiques 365

Changes in the vegetation of New Caledonia during the Tertiary : the vegetation and flora on ultramafic rocks.

HOOGLAND, R. D. — Studies in the Cunoniaceae IV. Further notes on New Caledonian Acsmithia 393

Etude des Cunoniaceae IV. Notes additionnelles sur des Acsmithia de la Nouvelle-Calédonie.

JÉRÉMIE, J. — L'identité de Bonatia Schltr. & Krause (Rubiaceae) 399

The identity of Bonatia Schltr. & Krause (Rubiaceae).

KIEHN, M. & PUFF, C. — Karyological and dispersal biological notes on Galium ankaratrense Puff (Rubiaceae) 403

Notes sur la caryologie et la dispersion biologique de Galium ankaratrense Puff (Rubiaceae).

PETIT, D. P. — Révision des genres Atractylis, Carlina et Chamaeleon (Compositae, Cardueae) au Maroc 407

Revision of the genera Atractylis, Carlina, and Chamaeleon (Compositae, Cardueae) in Morocco.

MISSOURI BOTANICAL

JUL 01 1988

GARDEN LIBRARY

RAKOTONDRAINIBE, F. — Note concernant deux espèces d'Asplenium endémiques de Madagascar : A. gregoriae Baker et A. poolii Baker 441

Note concerning two species of Asplenium endemic to Madagascar : A. gregoriae Baker and A. poolii Baker.

JEUNE, B. — Morphogenèse foliaire du Rhus typhina L. (Anacardiaceae) 445

Foliar morphogenesis of Rhus typhina L. (Anacardiaceae).

AKÉ ASSI, L. — A propos de trois combinaisons nouvelles dans les genres Heterotis Benth. (Melastomataceae) et Fagara L. (Rutaceae) 459

Concerning three new combinations in the genera Heterotis Benth. (Melastomataceae) and Fagara L. (Rutaceae).

JACQUES-FÉLIX, H. — Le Melinis minutiflora est une Graminée africaine 461

Melinis minutiflora is an African grass.

Revue bibliographique 463

Review.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 341-347.

Description de deux nouvelles espèces de *Clerodendrum* L. (*Verbenaceae*) et identité de *C. brunsvigioides* Baker, *C. insolitum* Mold. et *C. villosicalyx* Mold.

J. Bosser

Résumé : 2 espèces nouvelles de *Clerodendrum* de Madagascar, *C. revolutum* et *C. trichanthum*, sont décrites. *C. brunsvigioides* Baker est mis en synonymie avec *Boutonia cuspidata* DC. (*Acanthaceae*), *C. insolitum* Mold. avec *Vitex bracteata* Scott Elliot et *C. villosicalyx* Mold. avec *Vitex grandidiana* Pieper.

Summary : 2 new species of *Clerodendrum* from Madagascar, *C. revolutum* and *C. trichanthum*, are described. *C. brunsvigioides* Baker is synonymized with *Boutonia cuspidata* DC. (*Acanthaceae*), *C. insolitum* Mold. with *Vitex bracteata* Scott Elliot and *C. villosicalyx* Mold. with *Vitex grandidiana* Pieper.

Jean Bosser, O.R.S.T.O.M., Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Clerodendrum revolutum Bosser, *sp. nov.* — Fig. 1.

Frutex cauliflorus ; folia opposita, eorum limbus papyraceus, margine integro, glaber, anguste obovalis vel oblongus, breviter acuminatus, (5-) 7-20 × (1,5-) 2,5-6 cm ; petiolus ad 0,5-1,8 cm longus ; flores ± fasciculatim in areis protuberantibus ad superficiem trunci dispositi, ad 20-30 in eis protuberantiis aggregati ; pedicelli ad 0,5-1,5 cm longi ; calyx urceolatus, margine postremo revoluto, ad 2,5-3,5 cm longus ; corolla hypocrateriformis, tubo ad 15-22 cm longo, limbo quinquelobato, leviter zygomorpho, lobis ovalibus, rotundatis, ad 1,5-2,5 cm longis ; stamina 4, exserta ; antherae ad 4 mm longae, sagittatae ; ovarium in statu novello uniloculare, quadriovulatum ; stylus filiformis, stigmate exserto, bilobato ; fructus ignotus.

Type : *Perrier de la Bâthie 10287*, bois humides, plateau d'Antanimena (Boïna), entre la Mahavavy et la Betsiboka, Madagascar, fl., juin 1905 (holo-, P!).

Arbuste cauliflore, haut de 3-4 m, ramifié dans sa partie supérieure ; rameaux jaunâtres ou grisâtres, lenticellés ; ramilles aplaties, portant de très petits poils caducs ; par ailleurs plante glabre. Feuilles opposées (rarement quelques-unes alternes sur des jeunes pousses) ; pétiole canaliculé dessus, long de 0,5-1,8 cm ; limbe entier, papyracé, étroitement obovale à oblong, courtement acuminé au sommet, cunéiforme ou un peu arrondi à la base, (5-) 7-20 × (1,5-) 2,5-6 cm ; nervure médiane déprimée sur la face supérieure, fortement saillante sur la face inférieure ; nervation secondaire et tertiaire saillante sur les 2 faces, sur le sec ; 8-12 paires de

nervures secondaires ascendantes, se réunissant en arceaux avant la marge. Inflorescences sur des protubérances ligneuses coniques, hautes de 1-2 cm. Fleurs fasciculées, par 20-30, en groupes compacts. Pédicelles longs de 0,5-1,5 cm. Bractéoles linéaires ou étroitement oblancéolées, nervées, longues de 0,8-1,5 cm. Calice urcéolé-vésiculeux, ample, verdâtre, 5-lobulé quand il est jeune, puis à bords fortement révolutés (d'où le nom spécifique), 2,5-3,5 × 1,5-1,7 cm. Corolle portant à l'extérieur de nombreuses petites glandes jaunes, sphériques, se détachant facilement, hypocratériforme, à tube filiforme long de 15-22 cm, blanc, un peu recourbé ; limbe étalé, légèrement zygomorphe, 5-lobé ; lobes ovales, arrondis au sommet, un peu inégaux, 1,5-2,5 × 1-1,5 cm, blancs. Étamines 4, exsertes, insérées à 1,5 cm environ du sommet du tube ; filets filiformes, violacés, longs de 4-5 cm ; anthères jaunes, oblongues, longues de 4 mm, sagittées à la base. Ovaire jeune, glabre, ovoïde, déprimé et un peu 4-lobulé au sommet, uniloculaire, à 2 placentas intrusifs se rejoignant sans se souder ; ovules 4 ; style filiforme, à stigmate bifide, exsert. Ovaire développé et fruit non connus.

Espèce rare, de la partie Ouest des Hauts Plateaux où elle croît en sous-bois de la forêt sempervirente sur basalte ou migmatite, et de l'Ouest, en sous-bois de la forêt sèche sur calcaire.

Il existe dans l'herbier de Paris quelques échantillons de cette plante, très caractéristique, qui, jusqu'à présent, n'avait pas reçu de nom. MOLDENKE, lors de son traitement des *Verbenaceae, in* HUMBERT, Flore de Madagascar et des Comores (1956), n'avait pas voulu l'inclure dans cette famille, disant (*in sched.*) : « may be Oleaceae, ovary 2-celled ». En fait, dans le matériel que j'ai pu examiner, l'ovaire est jeune et il est uniloculaire. Il contient 2 placentas pariétaux bi-ovulés, intrusifs, qui se développent jusqu'au centre de l'ovaire et viennent en contact sans se souder. Des ébauches de fausses cloisons se voient aussi sur les parois. Mais si on observe d'autres *Clerodendrum*, on voit que dans des ovaires jeunes, les fausses cloisons ne sont pas développées et les placentas ne sont pas cohérents, alors que dans des ovaires plus âgés, les fausses cloisons ont gagné vers le centre et se sont soudées aux placentas et l'ovaire est 4-loculaire. Ces observations ont été faites sur 3 espèces malgaches : *C. arenarium* Baker, *C. emirnense* Bojer, *C. nudiflorum* Mold. L'espèce décrite ci-après présente aussi ce caractère. Par la suite, à la maturation du fruit, les pyrènes deviennent ± indépendants les uns des autres.

Deux autres espèces cauliflores existent à Madagascar : *C. cauliflorum* Vatke dont le calice, à bord non révoluté, est nettement différent et dont la fleur est à corolle plus courte, de couleur rouge ou blanche, et *C. tubulosum* Mold. Contrairement à ce que dit MOLDENKE dans la Flore de Madagascar et des Comores, cette espèce a des fascicules de petites fleurs d'un blanc pur sur le tronc, comme l'a noté PERRIER DE LA BÂTHIE sur l'étiquette du type.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Decary 7937*, forêt calcaire de l'Antsingy, 7.7.1930, fl. ; *Capuron 24073 SF*, forêt d'Antokomaro, sur le Tampoketsa d'Ankazobe (P.K. 167, route Tananarive-Majunga), 25.3.1965, fl. en boutons ; *Perrier de la Bâthie 10287*, type, bois humides, plateau d'Antanimena, entre la Mahavavy et la Betsiboka (Boïna), juin 1905, fl. — Tous ces échantillons sont à P.

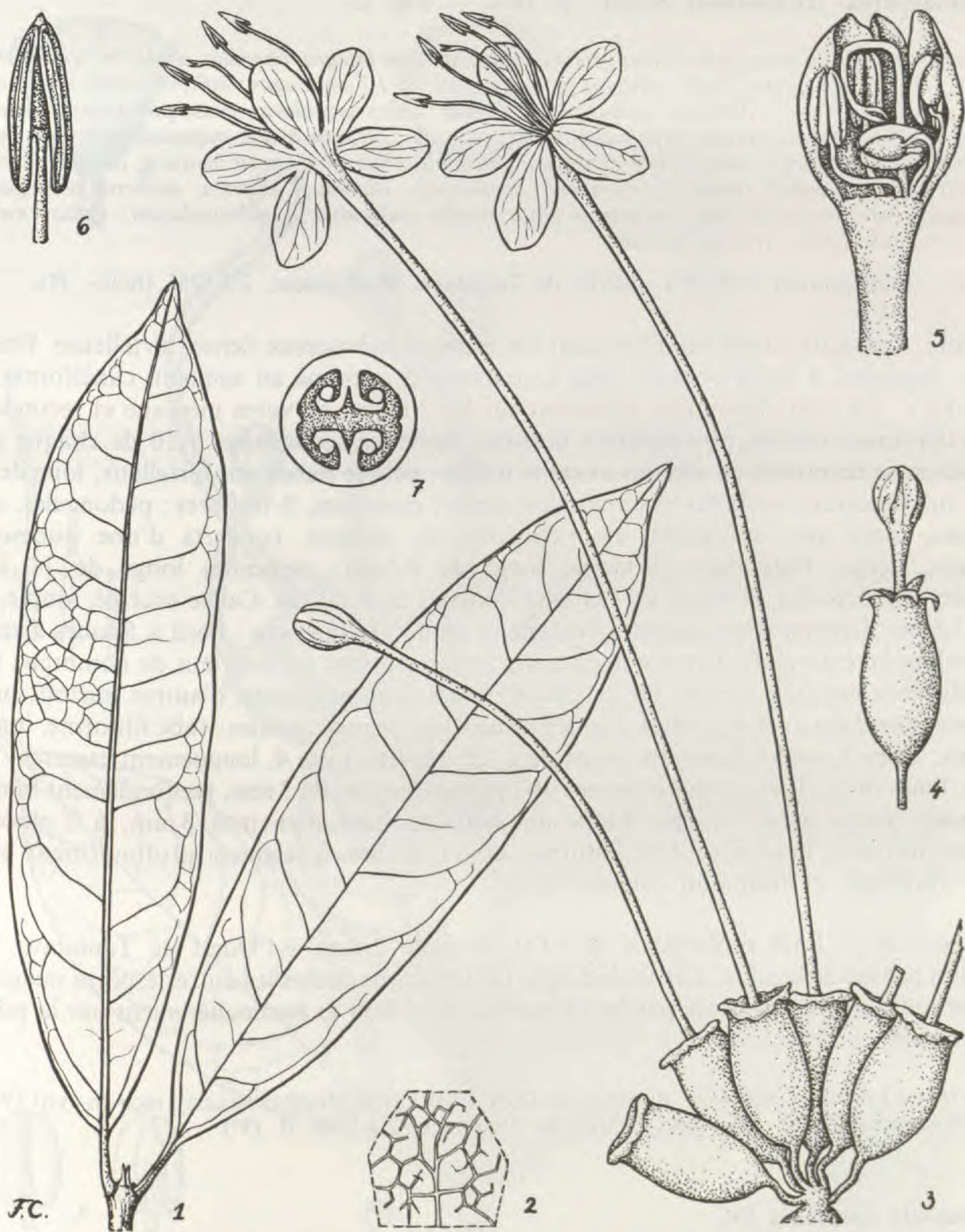


Fig. 1. — **Clerodendrum revolutum** : **1**, feuilles × 2/3; **2**, fragment de limbe foliaire, face inférieure, grossi; **3**, inflorescence × 2/3; **4**, bouton floral × 2/3; **5**, sommet d'un bouton floral, un lobe enlevé × 2; **6**, anthère × 6; **7**, coupe transversale de l'ovaire jeune × 6. (1-3, 6, 7, *Perrier de la Bâthie 10287*, P; 4, 5, *Capuron 24073 SF*, P).

Clerodendrum trichanthum Bosser, *sp. nov.* — Fig. 2.

Arbor ; rami novelli dense pubescentes ; folia alterna, margine integra, obovalia, acuta vel acuminata, 5-12 × 2-4,5 cm, utrinque pubescentia ; petiolus pubescens, ad 0,5-1,7 cm longus ; inflorescentiae axillares vel terminales, cymosae, (2-) 5-10-florae, axibus pubescentibus ; calyx urceolatus, dense pubescens, quinquelobatus, ad 1,5-2 cm longus ; corolla hypocrateriformis, tubo ad 12-13 cm longo, quinquelobata, lobi ovales, rotundati, ad 1-1,5 cm longi ; tubus et lobi extus cum pilis multicellularibus crebis instructi, his pilis interdum glandulosis et cum glandulis sphaericis interspersis consociatis ; stamina 4, exserta ; antherae oblongae, ad 3 mm longae, basin versus bilobae ; ovarium in statu novello uniloculare, quadriovulatum ; stylus exsertus, stigmate profunde bifido ; fructus ignotus.

Type : *Razanaparany 8226 RN*, district de Tamatave, Madagascar, 2.3.1956 (holo-, P!).

Arbre. Rameaux jeunes brun-chocolat sur le sec, à pubescence dense, hirtelleuse. Feuilles entières, opposées, à limbe obovale, aigu à courtement acuminé au sommet, cunéiforme à la base, 5-12 × 2-4,5 cm, densément pubescent sur les 2 faces ; nervures médiane et secondaires un peu déprimées dessus, proéminentes dessous ; nervures secondaires 7-10 de chaque côté, ascendantes, se réunissant en arceaux avant la marge ; pétiole pubescent-hirtelleux, long de 0,5-1,7 cm. Inflorescences axillaires et terminales, lâches, cymeuses, 2-10-flores ; pédoncules, axes, bractéoles, ainsi que les calices, brun-chocolat en séchant, couverts d'une pubescence hirtelleuse, dense. Pédoncules robustes, longs de 4-5 cm ; pédicelles longs de 1-1,5 cm ; bractéoles oblancéolées, rétrécies vers la base, longues de 0,3-1 cm. Calice urcéolé, ample, 1,5-2 × 1-1,5 cm, densément pubescent à l'extérieur, glabre à l'intérieur ; bord à 5 lobes arrondis peu développés, émarginés. Corolle hypocratériforme, portant à l'extérieur de nombreux poils pluricellulaires, certains, surtout sur le tube, terminés par une glande, d'autres, surtout sur les lobes, non glanduleux, et de petites glandes sphériques, jaunes, sessiles ; tube filiforme, long de 12-13 cm ; lobes 5, ovales, arrondis, longs de 1-1,5 cm. Étamines 4, longuement exsertes ; filets glabres, longs de ± 4 cm ; anthères jeunes oblongues, longues de 3 mm, profondément bilobées à la base ; ovaire jeune ovoïde, 4-lobé au sommet, haut d'environ 3 mm, à 2 placentas pariétaux intrusifs, bi-ovulés ; style filiforme, exsert, glabre, à stigmate profondément bifide. Ovaire développé et fruit non connus.

Espèce de la forêt ombrophile de l'Est, récoltée 2 fois à l'Ouest de Tamatave, sans indication précise de localité. Elle se distingue facilement de toutes les autres espèces malgaches à corolle longuement tubuleuse par les caractères de la fleur et particulièrement par la pilosité de la corolle.

Matériel étudié : *Cours 4814*, itinéraire de Didy à Brickaville (forêt orientale), reçu en avril 1954, fl. (P!) ; *Razanaparany 8226 RN*, type, district de Tamatave, 2.3.1956, fl. (P!).

Boutonia cuspidata DC.

Rev. Bignon. : 18 (1838).
— *Periblema cuspidatum* (DC.) DC., Prodr. 9 : 243 (1845).
— *Clerodendrum brunsvigioides* Baker, Journ. Linn. Soc., Bot. 21 : 435 (1885) ; Moldenke, *in* Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, Verbénacées : 221 (1956), *syn. nov.* Type : *Baron 2716*, Madagascar (holo-, K ; iso-, P!).

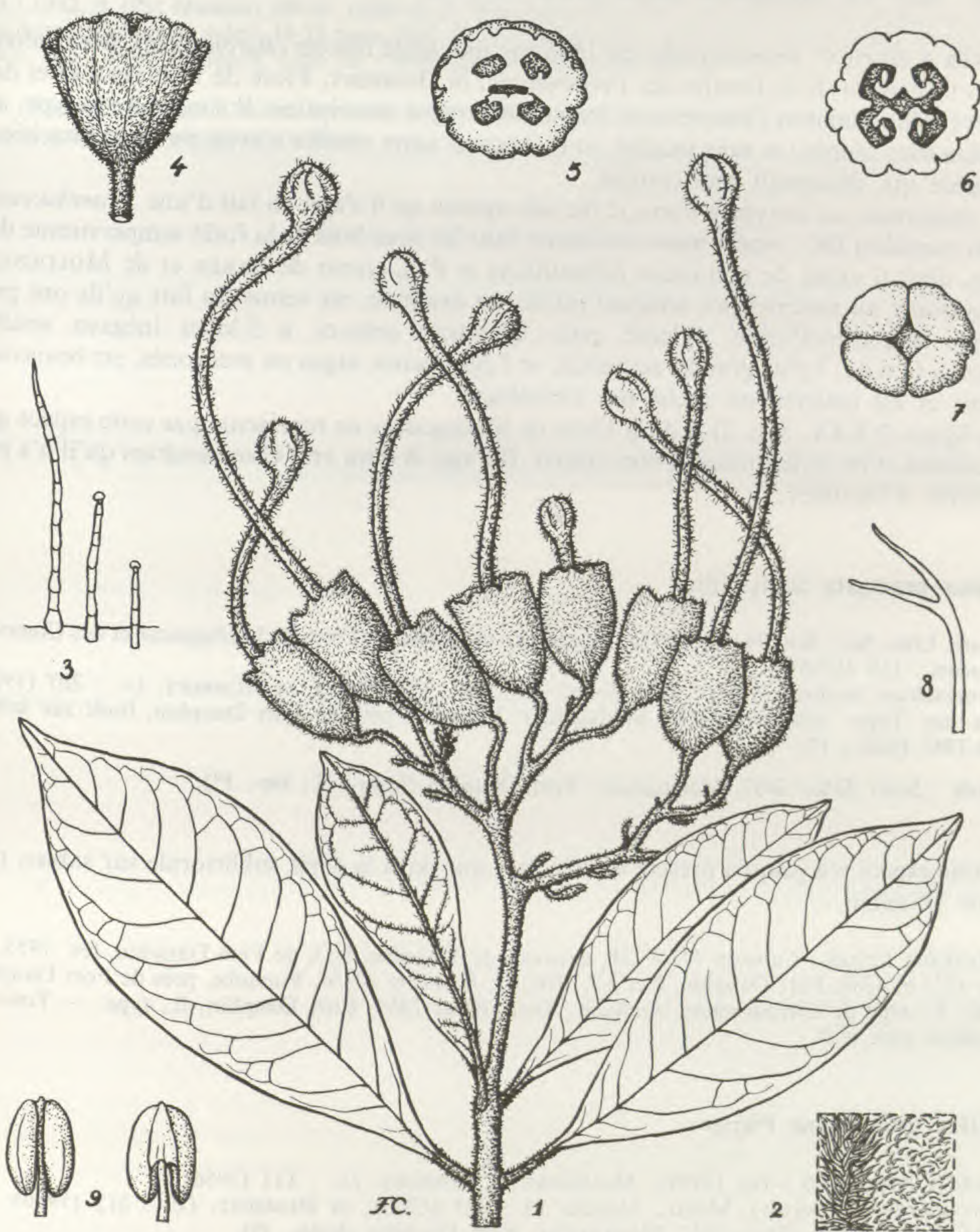


Fig. 2. — **Clerodendrum trichanthum** : **1**, rameau en boutons × 2/3 ; **2**, fragment de limbe foliaire, face inférieure, grossi ; **3**, poils de la corolle × 23 ; **4**, calice × 5/6 ; **5**, coupe transversale du sommet de l'ovaire jeune × 8 ; **6**, coupe transversale dans la partie moyenne de l'ovaire jeune × 8 ; **7**, ovaire vu dessus × 8 ; **8**, stigmate × 5 ; **9**, anthère jeune, de face et de dos × 4. (1-9, *Razanaparany 8226 RN*, P).

TYPE : *Bojer s.n.*, Madagascar (holo-, G-DC ; iso-, P!).

BAKER a décrit *C. brunsvigioides* en 1885 sur une seule récolte (*Baron 2716*). MOLDENKE, dans son traitement de la famille des *Verbenaceae*, *in* HUMBERT, Flore de Madagascar et des Comores (1956), maintint l'espèce et en donna une longue description. Il cite, outre le type, un échantillon sans numéro et sans localité, *in* P. Aucune autre récolte n'avait pu être rattachée à cette espèce qui demeurait mal connue.

En examinant un isotype à Paris, je me suis aperçu qu'il s'agit en fait d'une *Acanthaceae* : *Boutonia cuspidata* DC., espèce assez commune dans les sous-bois de la forêt sempervirente des plateaux, dont il existe de nombreux échantillons *in* P. L'erreur de BAKER et de MOLDENKE, due sans doute au matériel peu adéquat qu'ils ont examiné, est venue du fait qu'ils ont pris l'involucre infundibuliforme, 4-denté, pour le calice; celui-ci, à 5 lobes inégaux soudés seulement à la base, 3 plus grands, acuminés, et 2 plus petits, aigus ou mucronés, est beaucoup plus petit et est entièrement caché par l'involucre.

La figure (XXXV, 5, p. 217) de la Flore de Madagascar ne représente pas cette espèce qui a les étamines et les styles inclus et non exserts. Il s'agit là d'un vrai *Clerodendrum* qu'il n'a pas été possible d'identifier.

Vitex bracteata Scott Elliot

Journ. Linn. Soc., Bot. 29 : 42 (1891); MOLDENKE *in* HUMBERT, Flore de Madagascar et des Comores, Verbénacées : 119 (1956).
— *Clerodendrum insolitum* MOLD., Am. Journ. Bot. 38 : 325 (1951); *in* HUMBERT, *l.c.* : 207 (1956), *syn. nov.* Type : *Humbert 20756*, Madagascar, Vinanibe, près de Fort Dauphin, forêt sur sables, 2.4.1947 (holo-, P!).

TYPE : *Scott Elliot 2467*, Madagascar, Fort Dauphin (holo-, K ; iso-, P!).

Cette espèce n'a jusqu'à présent été récoltée que dans la forêt sublittorale sur sables, près de Fort Dauphin.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron 11769 SF*, environs de Vinanibe, S.O. de Fort Dauphin, fév. 1955, fl.; *Decary 4221* et *4288*, Fort Dauphin, 2 et 3.7.1926, fl. ; *Humbert 20756*, Vinanibe, près de Fort Dauphin, 2.4.1947, fl., type de *Clerodendrum insolitum*; *Scott Elliot 2467*, Fort Dauphin, fl., type. — Tous ces échantillons sont à P.

Vitex grandidiana Pieper

Feddes Repert. 26 : 165 (1929); MOLDENKE *in* HUMBERT, *l.c.* : 111 (1956).
— *Clerodendrum villosicalyx* MOLD., Lloydia 13 : 221 (1950); *in* HUMBERT, *l.c.* : 212 (1956), *syn. nov.* Type : *Scott Elliot 2827*, Madagascar, Fort Dauphin (holo-, P!).

TYPE : *Scott Elliot 2517*, environs de Fort Dauphin (holo-, K).

Espèce de la forêt humide, à l'Ouest de Fort Dauphin, caractérisée par la fleur à corolle et calice villeux, dont il n'existe que très peu de récoltes.

Matériel étudié : *Decary 10010, 10040*, Pic St Louis, près de Fort Dauphin, alt. 300-400 m, 10.7.1932, fl. (P) ; *Humbert 20616*, vallée de la Manampanihy (S.E.) aux environs d'Ampasimena, au Sud du fleuve, rochers au soleil, 18-23 mars 1947, fl. (P.) ; *Scott Elliot 2517*, type, environs de Fort Dauphin, fl. (K) ; *2827*, Fort Dauphin, type de *Clerodendrum villosicalyx* (P).

Remerciements : L'auteur remercie le Dr. H. Heine (Laboratoire de Phanérogamie, Muséum, Paris), qui a traduit les diagnoses latines.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, nº 4 : 349-354.

Nouvelles espèces d'*Ericaceae* d'Indochine

T. SMITINAND & PHAM-HOANG HO

Résumé : Description de 3 nouvelles espèces d'*Ericaceae* du Vietnam : *Vaccinium vietnamense* Smitin. & Pham-hoang, *V. jevidalianum* Smitin. & Pham-hoang et *Gaultheria sleumeri* Smitin. & Pham-hoang ; un nouveau statut est proposé pour *V. thysanocalyx* Dop : *V. bracteatum* Thunb. var. *thysanocalyx* (Dop) Smitin. & Pham-hoang.

Summary : Description of 3 new species of *Ericaceae* from Vietnam : *Vaccinium vietnamense* Smitin. & Pham-hoang, *V. jevidalianum* Smitin. & Pham-hoang and *Gaultheria sleumeri* Smitin. & Pham-hoang. A new status is proposed for *V. thysanocalyx* Dop : *V. bracteatum* Thunb. var. *thysanocalyx* (Dop) Smitin. & Pham-hoang.

Tem Smitinand, Forest Herbarium, Royal Forest Department, Bangkok 10900, Thailand.
Pham-hoang Ho, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

En 1930, DOP a décrit pour l'Indochine 14 espèces de *Vaccinium* et 1 espèce de *Gaultheria*. Les nouvelles acquisitions ont permis d'élever le nombre d'espèces du premier genre à 20 dont deux nouvelles, et celui du 2ᵉ genre à 4 dont une nouvelle. Ces 3 taxons nouveaux sont décrits ici et nous considérons que l'une des espèces de DOP (*Vaccinium thysanocalyx*) n'est qu'une variété de *V. bracteatum*.

Vaccinium bracteatum Thunb. var. **thysanocalyx** (Dop) Smitin. & Pham-hoang, *stat. nov.*

— *Vaccinium thysanocalyx* DOP, Fl. Gén. Indoch. 3 : 710 (1930).

DOP avait proposé l'échantillon *Poilane 3343*, récolté à Nhatrang (Centre du Vietnam) comme type d'une nouvelle espèce, *V. thysanocalyx* Dop, caractérisée par les lobes du calice laciniés et fimbriés, espèce que SLEUMER (1941) a réduite à *V. bracteatum*. Cependant, suite à l'étude de plusieurs spécimens récoltés à Haininh, Nord du Vietnam, il nous semble qu'on devrait considérer le taxon proposé par DOP comme une variété littorale et peut-être ripicole du *V. bracteatum*. En plus des lobes du calice et des bractées laciniés et fimbriés, cette variété est encore caractérisée par des feuilles étroitement lancéolées.

Vaccinium vietnamense Smitin. & Pham-hoang, *sp. nov.*

Frutex epiphyticus vel arbor parva usque ad 6-8 m alta. Ramuli juveniles, inflorescentiae, pedicelli pilis erectis glandulosis. Folia lamina elliptica, oblonga, vel oblongo-lanceolata, 42-65 × 15-25 mm, apice obtusa

interdum rotundata, basi cuneiformi, integra, margine involuto, basi biglandulosa, coriacea, glabra. Petiolus 3-5 mm. Racemi apicales, axi 3-4 cm longo. Pedicelli 3-5 mm, ebracteati et ebracteolati, ad calicem articulati. Flores rubri ; calyx lobis 1,3 mm longis ; corolla cylindrica, tubo 7-7,5 mm longo, intus pubescenti. Stamina 10 ; antherae 3 mm longae, cornua dorsales 0,5 mm longa ; filamenta velutina applanata basi lata facta. Discus glaber. Fructus globulosus, 5 mm diametro, adultus niger. Semina fusca, 1,5 mm longa. — Fig. 1, *1-8*.

Arbuste épiphyte ou petit arbre de 6-8 m ; tronc atteignant 15 cm de diamètre. Rameaux anguleux, sillonnés, épais de 1,5 mm à longs poils dressés glanduleux ; rameaux âgés à écorce grisâtre portant des cicatrices foliaires semi-lunaires verruqueuses par la présence du petit bourgeon axillaire. Feuilles à limbe elliptique oblong à oblong lancéolé, de 42-65 × 15-25 mm, plus large un peu au-dessus du milieu, obtus, quelquefois ± arrondi au sommet, cunéiforme et muni de 2 glandes à la base, un peu décurrent sur le pétiole, coriace, glabre, replié sur la marge très finement serretée ou munie de poils glanduleux espacés ; nervure principale en creux en dessus, les latérales très fines, 4-6 paires, très obliques, terminées en arcs anastomosés près du bord. Pétiole long de 3-5 mm, glabre, articulé à la base.

Grappes terminales, longues de 3-4 cm ; axe et pédicelles recouverts de poils glanduleux ; involucre formé de pérules glabres, largement ovales, longues de 2,5-4 mm. Pédicelles longs de 3-5 mm, sans bractée ni bractéoles, articulés à la base, renflés à l'extrémité au niveau de l'articulation sur le calice. Fleurs rouges : calice glabre à hypanthium long de 1,3 mm, à lobes triangulaires presque aussi longs. Corolle à tube cylindrique long de 7-7,5 mm, glabre sur la face externe, pubescente sur la face interne ; lobes longs de 1,2 mm, recourbés au dehors. Étamines 10 ; anthères de 3 mm finement granuleuses ; cornes dorsales de 0,5 mm ; filets aplatis, élargis à la base, plus longs que les anthères (4-5 mm), densément velus. Disque glabre, entier.

Fruits globuleux, de 5 mm de diamètre, noirs à maturité, à 10 côtes arrondies, surmontés par les lobes du calice persistants, triangulaires, longs de 1 mm. Graines brunes, ovoïdes, comprimées et anguleuses, longues de 1,5 mm.

TYPE : *Poilane 1825a*, Vietnam, Gialai-Congtum (holo-, P).

AUTRES MATÉRIELS ÉTUDIÉS : VIETNAM : *Poilane 35773*, Gialai-Congtum, Ngoc-Pan, 2000 m ; *Poilane 32577*, Daklak, Chu-Yang-Sing, plus de 2000 m ; *Poilane 30933*, Lam-dong, massif du Bi-Doup, plus de 2000 m. — Tous P.

L'espèce est à rapprocher du *V. glandulosum* C. Y. Wu du Yunnan. Elle est caractérisée par la présence de poils à tête renflée glanduleuse sur les parties jeunes et l'inflorescence (sauf la fleur), par ses étamines à filets plus longs que les anthères.

Elle est assez répandue au Sud du Vietnam, à partir de 1500 m d'altitude, en forêt sempervirente.

Vaccinium jevidalianum Smitin. & Pham-hoang, *sp. nov.*

Frutex epiphyticus vel terrestris usque ad 3 m altus. Ramuli robusti, juveniles velutini rubelli, demum cortice schistacea, cicatricibus foliorum semilunaribus prominentibus. Folia lamina elliptica, 45-60 × 25-35 mm, basi at apice obtusa, integra margine involuto, coriacea, pilis sparsis adpressis caducis. Petiolus robustus 3,5-4 mm longus. Racemi axillares saepe breves, 1-3 cm longi, axi pubescenti. Flores 4-5(-10) ; perulae parvae, margine ciliatae ; bractea et bracteola lanceolata ; calyx lobis 5 lanceolatis, 5-6 mm longis

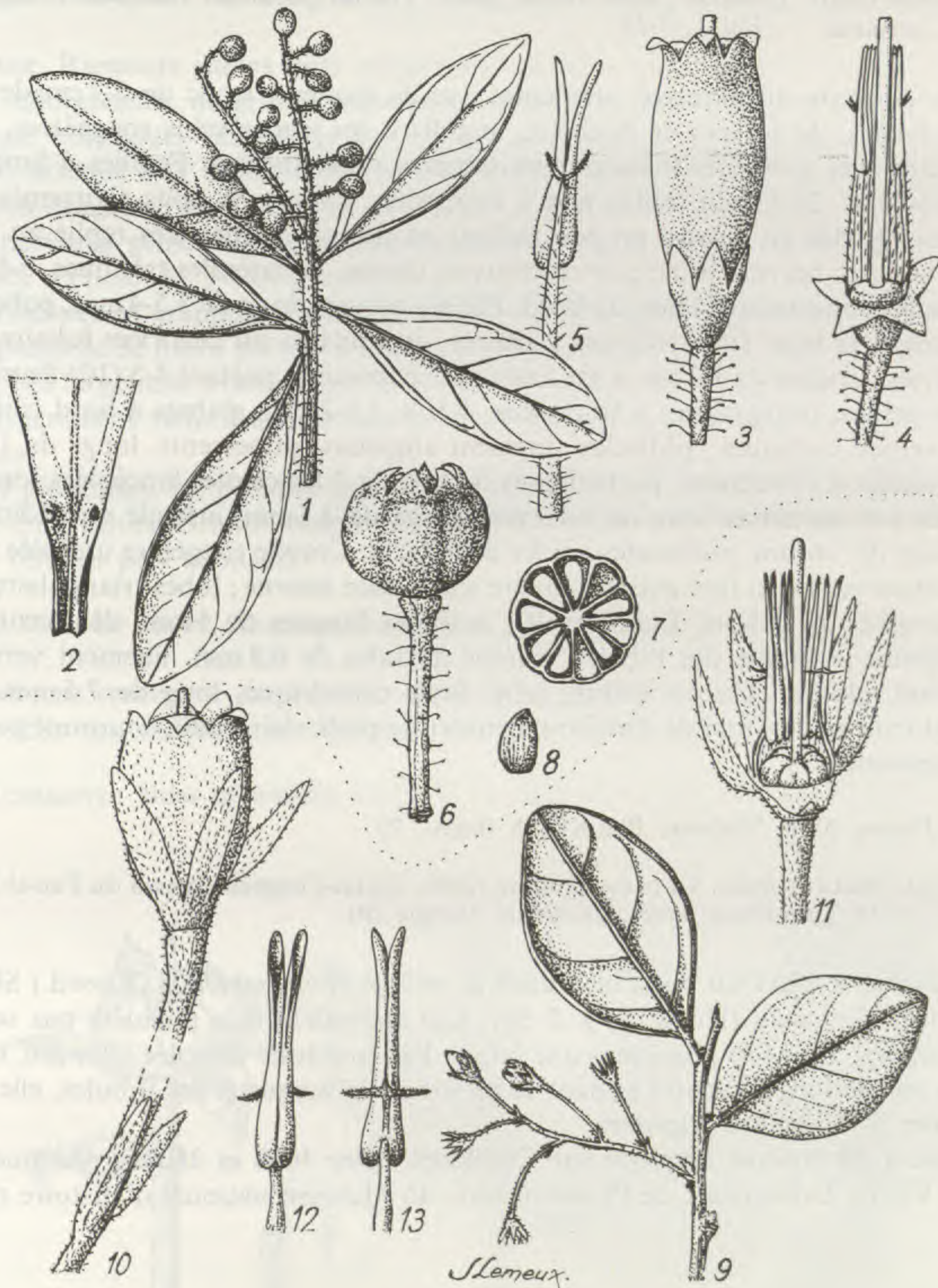


Fig. 1. — **Vaccinium vietnamense** Smitin. & Pham-hoang : **1**, extrémité de rameau fructifère × 2/3 ; **2**, base du limbe avec glandes, très grossie ; **3**, fleur × 4 ; **4**, partie d'androcée, disque et style × 5 ; **5**, anthère et partie du filet, très grossies ; **6**, fruit ; **7**, section transversale du fruit montrant des loges × 3 ; **8**, graine × 5. (*Poilane 30933*). — **Vaccinium jevidalianum** Smitin. & Pham-hoang ; **9**, partie de rameau avec inflorescence × 2/3 ; **10**, fleur sur pédicelle bibractéolé × 3 ; **11**, partie d'androcée, disque lobé et style × 4 ; **12**, **13**, étamines, vues interne et externe, très grossies. (*Poilane 6536*).

pubescentibus; corolla urceolata 4 mm longo, extus pubescenti; stamina antheris 5 mm longis cornibus dorsalibus 0,8 mm longis; filamenta glabra. Discus glaber. Fructus globulosus 4 mm diametro, pilis sparsis, lobis calycis coronatus. — Fig. 1, *9-13*.

Arbuste épiphyte ou terrestre, atteignant 3 m de hauteur, tronc de 5-7 cm de diamètre. Rameaux robustes, de 2-3 mm de diamètre, anguleux, les jeunes velus rougeâtres, les âgés à écorce noirâtre avec cicatrices foliaires semi-lunaires proéminentes. Feuilles à limbe ovale à elliptique, 45-60 × 25-35 mm, obtus aux 2 extrémités, coriace, à poils clairsemés apprimés bruns caducs, ± ridé en dessus, un peu brillant en dessous, entier très replié au bord avec 2 glandes à la base; nervure principale en creux en dessus, les latérales très fines, 5-6 paires, se terminant en arcs anastomosés près du bord. Pétiole robuste, long de 3,5-4 mm, pubescent puis glabre, articulé à la base. Inflorescences axillaires, quelquefois sur cicatrices foliaires; grappes souvent courtes, longues de 1-3 cm, à axe anguleux, pubescent, portant 4-5 (10) fleurs. Bractées involucrales petites, triangulaires à lancéolées, 4-5 × 1,5-2 mm, glabres à bord cilié. Bractées lancéolées, velues, caduques; pédicelles finement anguleux, pubescents, longs de 1,2-1,5 mm, légèrement renflés à l'extrémité, portant près de la base 2 bractéoles lancéolées longues de 5-6 mm. Calice à hypanthium long de 1-1,2 mm, large de 2,5 mm, articulé au pédicelle; lobes lancéolés longs de 5-6 mm, pubescents sur les deux faces. Corolle rougeâtre urcéolée; tube long de 4 mm, pubescent sur la face externe, glabre sur la face interne; lobes triangulaires longs de 1,5 mm, recourbés au dehors. Étamines 10; anthères longues de 5 mm, déhiscentes par des fentes atteignant la moitié des tubules; cornes dorsales de 0,8 mm, finement verruqueuses; filets de 1 mm, glabres. Disque glabre, lobé. Style cylindrique, long de 7,5 mm.

Fruit globuleux de 4 mm de diamètre, couvert de poils clairsemés, couronné par les lobes du calice apprimés.

Type : *Poilane 6536*, Vietnam, Phu-Khanh (holo-, P).

Autres matériels étudiés : Vietnam : *Poilane 12989*, Gialai-Congtum, massif du Fan-si-Pan, 2300 m (P); *Poilane 23539*, Lam-Dong, entre Dankia et Dangle (P).

Cette espèce se placerait aussi bien dans la section *Neojunghuhnia* (Koord.) Sleumer que dans la section *Rigiolepis* (Hook. f.) J. J. Sm. Elle appartient à la première par ses lobes du calice développés, 2,5-3 fois plus longs que larges. Par la corolle urcéolée allongée, les anthères déhiscentes par de longues fentes égalant la moitié de la longueur des tubules, elle peut aussi être rattachée à la section *Rigiolepis*.

L'espèce a été trouvée épiphyte sur Conifères, entre 1600 et 2300 m d'altitude. Elle est dédiée à J. Vidal, Laboratoire de Phanérogamie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Gaultheria sleumeri Smitin. & Pham-hoang, *sp. nov.*

Frutex. Ramuli juveniles, petioli, axis inflorescentiae instructus, et brunneo-sericeus et albido-pubescens. Folia lamina ovali-elliptica, 2,5-4 × 1,7-2,2 mm, apice attenuata apiculata basi attenuata, margine serrata replicata, crassa, coriacea, glabra; nervi centralis et laterales supra canaliculati. Racemi axillares 3 cm longi; bractea margine laciniata et ciliata; pedicellus dimidio superiori 2 bracteolis bracteis similibus instructus. Calyx lobis 3-3,5 mm longis, laciniatus margine ciliatis, intus leviter velutinus. Corolla alba,

urceolata, 6-7 mm longa. Fructus globulosus parve depressus, pilis albis sparsis. Semina numerosa, fusca, 0,6 mm longa. — Fig. 2.

Arbuste. Rameaux jeunes brun rougeâtre à grisâtre sur le sec, pourvus, comme le pétiole et l'axe d'inflorescence, de grosses soies brunes et d'une pubescence fine blanchâtre. Feuille à limbe ovale elliptique, plus large au milieu de 2,5-4 × 1,7-2,2 mm, atténué apiculé à l'extrémité, atténué à la base, serreté, replié au bord, épais, coriace, glabre, brun-olivâtre en dessus, brun rougeâtre avec ponctuations brun foncé (bases des soies apprimées caduques) en dessous ; nervures principale et latérales (4-6 paires) en creux en dessus, les tertiaires peu nombreuses. Pétiole de 3-4 mm, articulé à la base.

Inflorescence en grappe axillaire longue de 3 cm. Bractée glabre, fimbriée et finement ciliée au bord ; pédicelle de 6 mm portant à la moitié supérieure 2 bractéoles semblables aux bractées. Calice à lobes largement ovales hauts de 3-3,5 mm, glabres sur la face externe, laciniés et ciliés au bord, légèrement velus à la face interne. Corolle blanche, urcéolée, longue de 6-7 mm, à 5 petits lobes.

Fruits globuleux, un peu déprimés, à 5 côtes, de 4 × 3,5 mm, à poils blancs clairsemés, déhiscents en 5 valves. Graines nombreuses, un peu aplaties, longues de 0,6 mm, brunes ; testa formé de cellules peu allongées.

TYPE : *Chevalier 30792*, Vietnam, Dalat, Lam-Dong (holo-, P).

L'espèce se rencontre en bordure de forêt sempervirente d'altitude, entre 1400-1600 m d'altitude. Elle est dédiée à H. SLEUMER, du Rijks Herbarium, Leyden.

REMERCIEMENTS : Nous remercions le Dr. R. D. HOOGLAND qui a rédigé les diagnoses latines des espèces.



Fig. 2. — **Gaultheria sleumeri** Smitin. & Pham-hoang : **1**, rameau fructifère × 2/3 ; **2**, détail de la face inférieure du limbe, très grossie ; **3**, fruit jeune en place × 4 ; **4**, fruit déhiscent ; **5**, graine × 30. (*Chevalier 30792*).

BIBLIOGRAPHIE

AIRY-SHAW, H. K., 1940. — Studies on the Ericales, IV. Classification of the Asiatic Species of Gaultheria. *Kew Bull.* 7 : 306-330.

DOP, P., 1930. — Ericaceae. *In Fl. Gén. Indoch.* 3 : 717-746.

FANG WEN-PEI & PAN ZE-HUI, 1981. — New Species of Vaccinium from China. *Act. Phytotax. Sin.* 19 (1) : 107:113.

SLEUMER, H., 1941. — Vaccinioideen Studien. *Bot. Jahrb.* 71 : 375-514.

SLEUMER, H., 1966-67. — Ericaceae. *In Fl. Males.*, ser. 2, 6 (4) : 469-914.

STEVENS, P. F., 1985. — Notes on Vaccinium and Agapetes (Ericaceae) in South-east Asia. *J. Arnold Arb.* 6 : 471-490.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 355-363.

Okoubaka Pellegrin & Normand est vraiment un genre de *Santalaceae*

N. HALLÉ

Résumé : *Okoubaka*, publié comme genre à tort dans les *Octoknemaceae* en 1944, a été placé correctement dans les *Santalaceae* par STAUFFER en 1957. Or, 30 années après cette mise au point capitale, l'erreur continue à persister dans des Flores récentes et dans de grands herbiers. Au rappel historique, l'auteur ajoute une iconographie originale détaillée de l'espèce ouest-africaine : fleurs ♂ et ♀, pollen, fruit et noix ; cette dernière est comparée à quelques autres noix de *Santalaceae* et d'*Olacaceae*.

Summary : *Okoubaka*, wrongly ascribed to *Octoknemaceae* in 1944, was rightfully placed in *Santalaceae* by STAUFFER in 1957. However, after 30 years, the error is persisting in recent Floras and in Herbaria. A historic survey is followed by new detailed drawings of the western Africa species : ♂ and ♀ flowers, pollen, fruit and nut ; the latter is compared with some nuts of *Santalaceae* and *Olacaceae*.

Nicolas Hallé, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

> ... nous sommes nés pour les préjugés, bien plus que pour la vérité ; la vérité même n'est opiniâtre que lorsqu'elle est devenue préjugé... Les idées nouvelles, faibles parce qu'elles sont naissantes, n'ont pas la force de pénétrer...
>
> Sylvain BAILLY, 5ᵉ Lettre.

Cette note a pour but de rappeler le travail de STAUFFER, resté méconnu, et de faire un résumé historique des vicissitudes du genre *Okoubaka*. L'occasion est trouvée pour apporter sur la morphologie de quelques noix notre contribution iconographique en marge de notre révision des *Santalaceae* de la Nouvelle-Calédonie.

En 1936, A. AUBRÉVILLE, dans la Flore Forestière de la Côte d'Ivoire, donne, comme *Olacaceae* imparfaitement connue, la description incomplète d'un grand arbre très rare de la Côte d'Ivoire et dont il a 3 récoltes. La drupe est décrite comme globuleuse, avec un diamètre de 4 cm (*sic*), et la noix, de 2,5 × 1,4 cm, aurait une paroi très dure épaisse de 3,3 mm ; ceci d'après une seule récolte fructifère, son *n° 1788* (2 fruits et une noix sciée). Les diamètres indiqués sont un peu sous-estimés ayant été mesurés à sec. Le nom local en agni, okoubaka, a pour signification littérale « celui qui fait mourir les autres arbres ». Ce dernier caractère, si précisément observé, et confirmé par des usages fétiches, est vraiment typique des *Santalaceae*

qui parasitent les racines des autres plantes au point de les affaiblir ou de les tuer. Un tel caractère aurait pu orienter la recherche, mais il n'en fut rien.

En 1937, AUBRÉVILLE & PELLEGRIN décrivent validement l'espèce au sein des *Octoknemaceae* (*sic, nomen conservandum*) sous le nom d'*Octoknema okoubaka*, trompés par une certaine similitude de la description du placenta faite par PIERRE pour son *Octoknema klaineana*. Les auteurs attirent l'attention sur la grosseur du fruit, soit 9 × 5 cm (vraisemblablement d'après des notes de terrain nouvelles : fruit en septembre à Yapo) sans nouvel échantillon à l'appui. La figure montre un contour du fruit, une noix mal nettoyée, et un tracé très approximatif de la graine.

En 1944, D. NORMAND découvre par l'étude anatomique du bois qu'il ne peut s'agir d'un *Octoknema* et aussi, fait capital, que l'espèce est affine des *Santalaceae*. Avec PELLEGRIN un genre nouveau est proposé et même en l'absence de diagnose, la nouvelle appellation, *Okoubaka aubrevillei*, est valide (article 42). La placentation n'ayant pas été reconsidérée, le nouveau genre reste au sein des *Octoknemaceae*.

En 1946, PELLEGRIN & NORMAND, *in* NORMAND & PELLEGRIN, avec une reprise en latin de l'*Okoubaka aubrevillei*, et toujours dans la même famille, font connaître de nouvelles récoltes du Ghana (Gold Coast) où l'espèce serait grégaire (*W. St. Clair-Thompson 4368*, 22.2.1937, P ex K!).

En décembre 1947, J. LÉONARD découvre des plantes conspécifiques à Yangambi, Zaïre. Il décrit une nouvelle variété, *glabrescentifolia*. Le fruit mesure 15-16 × 9-10 cm et la graine 7 × 4,5 cm. Le dépérissement que l'espèce cause aux plantes voisines est confirmé ; il s'agissait, lors d'essais culturaux, de *Milletia laurentii* ; *Okoubaka* n'est pourtant pas soupçonné de parasitisme !

En 1948, J. LOUIS & J. LÉONARD situent le genre, l'espèce et la nouvelle variété dans les *Octoknemaceae* de la Flore du Congo belge. Dans le même volume, les *Santalaceae*, par ROBYNS & LAWALRÉE, ne comptent que les genres *Osyris* et *Thesium*.

En juin 1950, J. LÉONARD & TROUPIN précisent la placentation du genre, et, sans y reconnaître des *Santalaceae*, décrivent une seconde espèce à disque glabre, l'*Okoubaka michelsonii*. La drupe de 4 × 2,5 cm est pédonculée ; graine de 2,4 × 1,5 cm. La couleur jaunâtre et la texture glutineuse du mésocarpe sont précisées (nous avons observé les mêmes caractères chez le fruit réhydraté d'*O. aubrevillei*).

En fin 1950, NORMAND rappelle, dans son Atlas des bois de la Côte d'Ivoire, l'affinité d'*Okoubaka* pour les *Santalaceae*. Même information cette année-là dans METCALFE & CHALK.

C'est en novembre 1957 que STAUFFER, ayant révisé les caractères floraux des *Okoubaka*, confirme expressément qu'il s'agit bien de *Santalaceae*. Il signale leur affinité avec *Scleropyrum*, un genre indomalais de quelques espèces.

En mars 1958, dans la FWTA de HUTCHINSON & DALZIEL révisée par KEAY, *Okoubaka* est aux *Octoknemaceae*. En juin de la même année le travail de STAUFFER est clairement mentionné dans l'AETFAT-index.

En 1959, AUBRÉVILLE publie la seconde édition révisée de la Flore Forestière de la Côte d'Ivoire. *Okoubaka* y est resté dans les *Octoknemaceae*, ainsi que, vers la même date, dans les Families of Flowering Plants de HUTCHINSON.

Jusqu'en 1973, date de la 8e édition du dictionnaire de WILLIS (p. 811), il semble qu'aucun botaniste ne reconnaisse plus l'appartenance du genre *Okoubaka* aux *Santalaceae* ; il en est ainsi de LEMÉE, 1959 ; LETOUZEY, 1960, avec la découverte d'*Okoubaka* au Cameroun ; IRVINE,

avec 3 récoltes citées pour le Ghana en 1961 ; HARDIE au Niger, 1963 ; SAMAI en Sierra Leone (herb. *n° 358*, P ex K) et G. DE LA MENSBRUGE en Côte d'Ivoire, 1966 ; F. HALLÉ & OLDEMAN en Côte d'Ivoire, 1970 ; LAWALRÉE dans la Flore du Cameroun n° 14, 1972 ; VILLIERS dans les Flores du Cameroun n° 15 et du Gabon n° 20 (le genre est encore à rechercher au Gabon), 1973.

Malgré la bonne référence, *Santalaceae*, du WILLIS en 1973, *Okoubaka* continue à persister comme prétendue *Octoknemaceae* ; ainsi dans F. HALLÉ et al., 1978 ; dans l'Index de FARR, LEUSSINK & STAFLEU, 1979 ; dans le guide ROULEAU, 1981 ; LOBREAU-CALLEN en 1982 (l'auteur décrit et figure le pollen d'*Okoubaka* en approuvant les conclusions de STAUFFER mais, sous l'influence des erreurs acceptées par routine, la mauvaise position est maintenue) ; dans l'Index

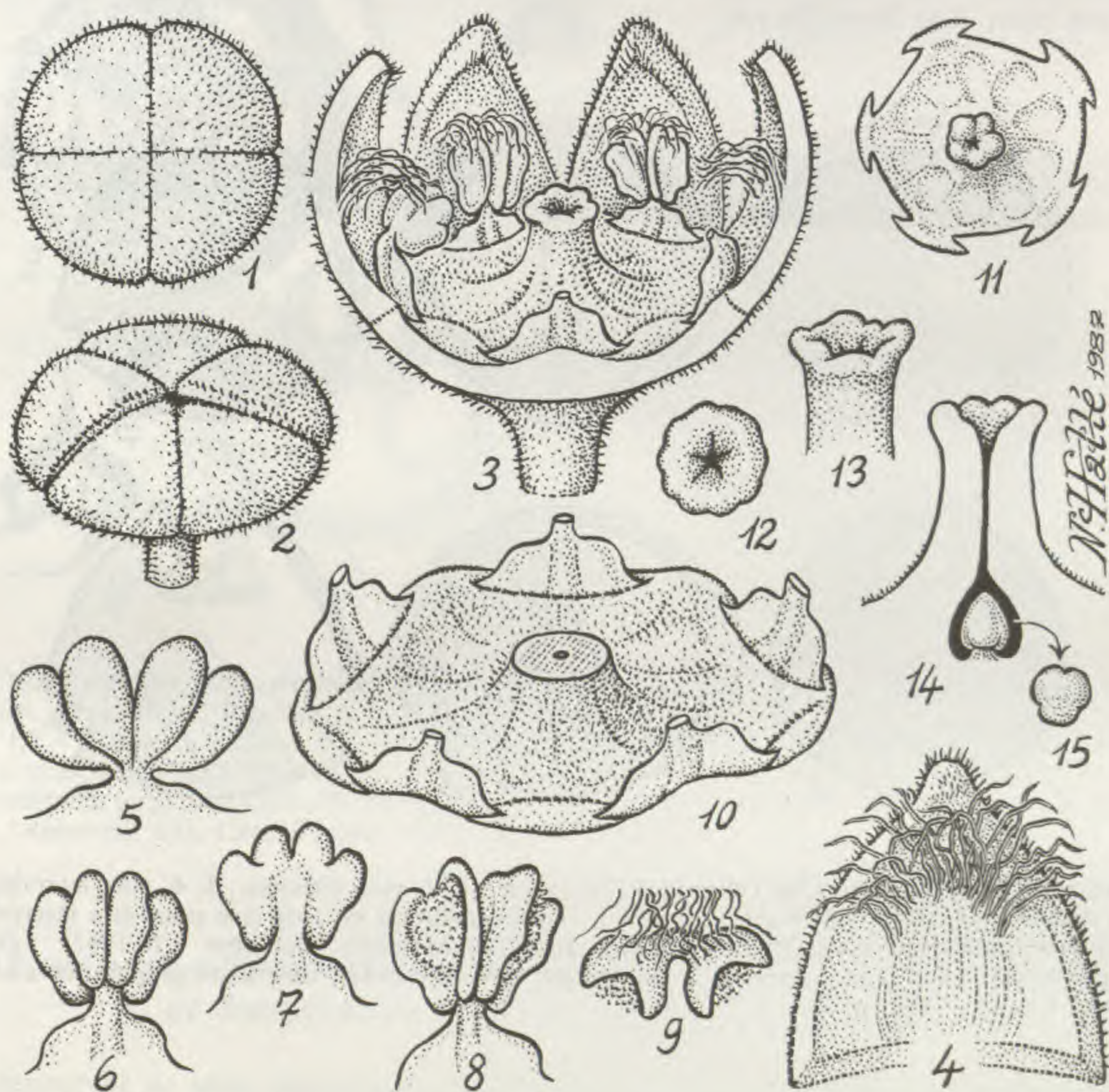


Fig. 1. — Fleur ♂ ou ⚥ brévistyle d'**Okoubaka aubrevillei** Pellegrin & Normand : **1**, bouton tétramère, diam. 3 mm ; **2**, bouton pentamère, diam. 3,5 mm ; **3**, fleur en partie coupée, diam. 4 mm ; **4**, tépale de 2 mm vu par la face interne ; **5**, étamine juvénile, largeur 0,8 mm ; **6-9**, anthère longue de 0,5 mm et large de 0,7 mm ; **10**, disque, diam. 3,5 mm (noter le bord du disque qui embrasse la base des filets), large de 1,2 mm ; **11**, disque juvénile encore glabre et marqué par les fossettes de compression des thèques polliniques, diam. 2 mm ; **12**, **13**, stigmate, diam. 0,8 mm ; **14**, coupe du style montrant le canal long de 1,5 mm ; **15**, placenta vu par dessus, diam. 0,25 mm. (*Letouzey 2991*, rivière Koukou, W Mt Sangembam, Cameroun, 1960).

de BAMPS, LEBRUN & STORK, 1984... Le bon travail de STAUFFER, décédé en 1965, ne méritait pas un tel oubli dû à quelques négligences de bibliographie. En 1987, MABBERLEY dans son dictionnaire prend la suite heureuse de WILLIS.

Il nous semble maintenant utile de donner de nouvelles figures de l'*Okoubaka aubrevillei* Pellegrin & Normand : fleur ♂ (Fig. 1), pollen (Fig. 2), fleur ♀ (Fig. 3), fruit (Fig. 4) et noix (Fig. 5, détails 1 à 4). Pour la noix il était intéressant de pouvoir la comparer avec celles de quelques autres espèces à gros fruit infère de la même famille, exemples pris dans les genres *Santalum* et *Scleropyrum* (Fig. 5, détails 5-12). La comparaison peut encore être faite avec les noix de quelques *Olacaceae* des genres *Octoknema* et *Strombosiopsis* (Fig. 6). Les caractères distinctifs donnés sous forme de clé ne laissent plus aucun doute : STAUFFER doit être suivi, *Okoubaka* est bien une *Santalaceae*.

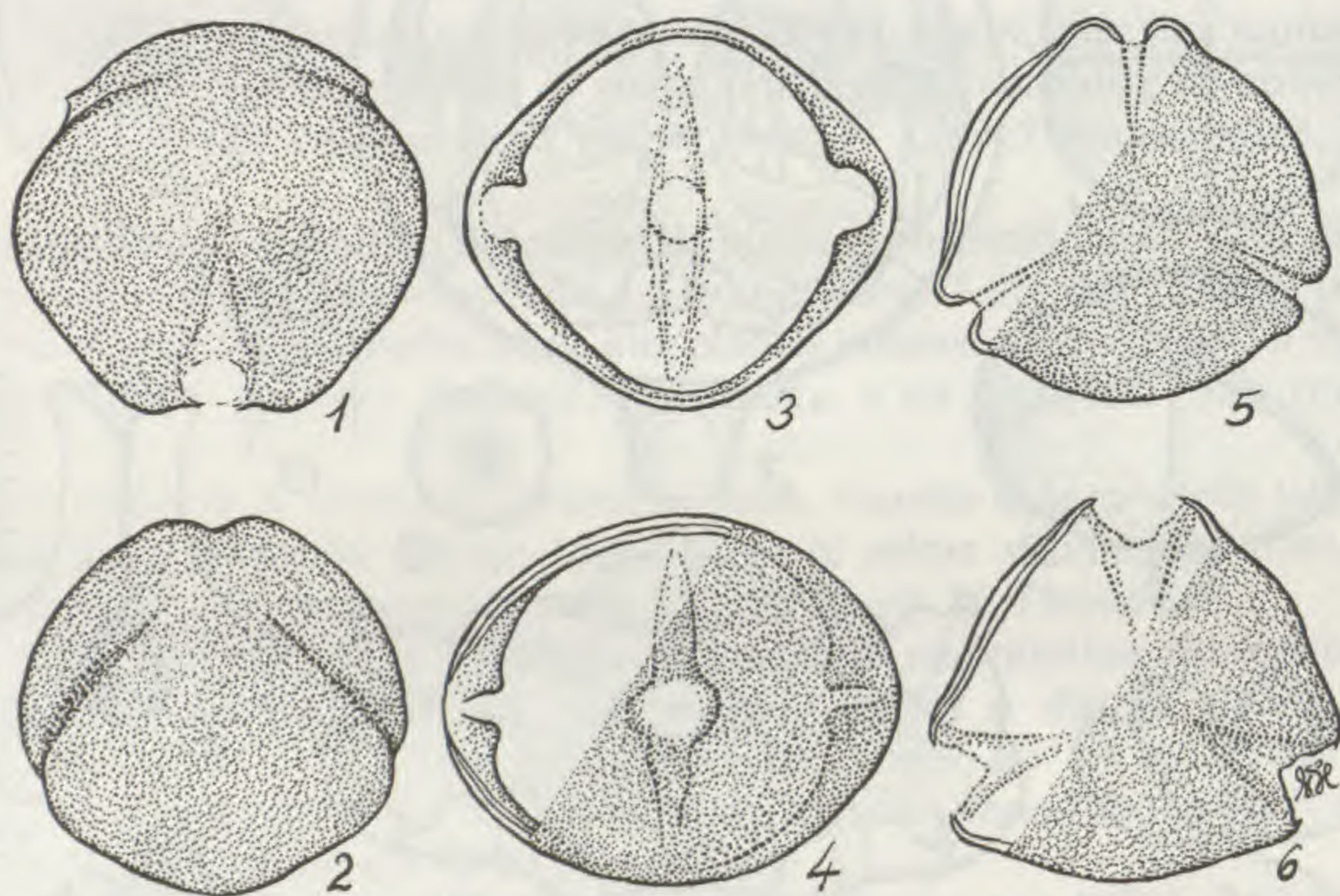


Fig. 2. — Pollen d'**Okoubaka aubrevillei** Pellegrin & Normand : **1**, **2**, vues obliques; **3**, **4**, vues latérales; **5**, **6**, vues polaires; diamètre équatorial 24-26 μm. — NOTA 1 : l'ornementation est trop fine pour être interprétée plus en détail (optique immersion 100/1,25 sur montage acétolyse Monique CHALOPIN 6.10.1987). *Letouzey 2991*, Cameroun. — NOTA 2 : cette figure est à rapprocher des excellentes vues photographiques au M.E.B. par D. LOBREAU-CALLEN, 1982, p. 397.

Notons enfin qu'il faut encore suivre STAUFFER qui précise que les *Octoknemaceae*, réduites au seul genre *Octoknema*, doivent rallier le sein des *Olacaceae*. Ce point de vue est suivi depuis l'origine (PIERRE, 1897), malgré VAN TIEGHEM (1905), par de nombreux auteurs et par l'Index de Kew et tous ses suppléments, bien que fasse défaut dans les *Olacaceae*, la sous-famille proche des *Anacolosoideae* qui devrait accueillir ce genre.

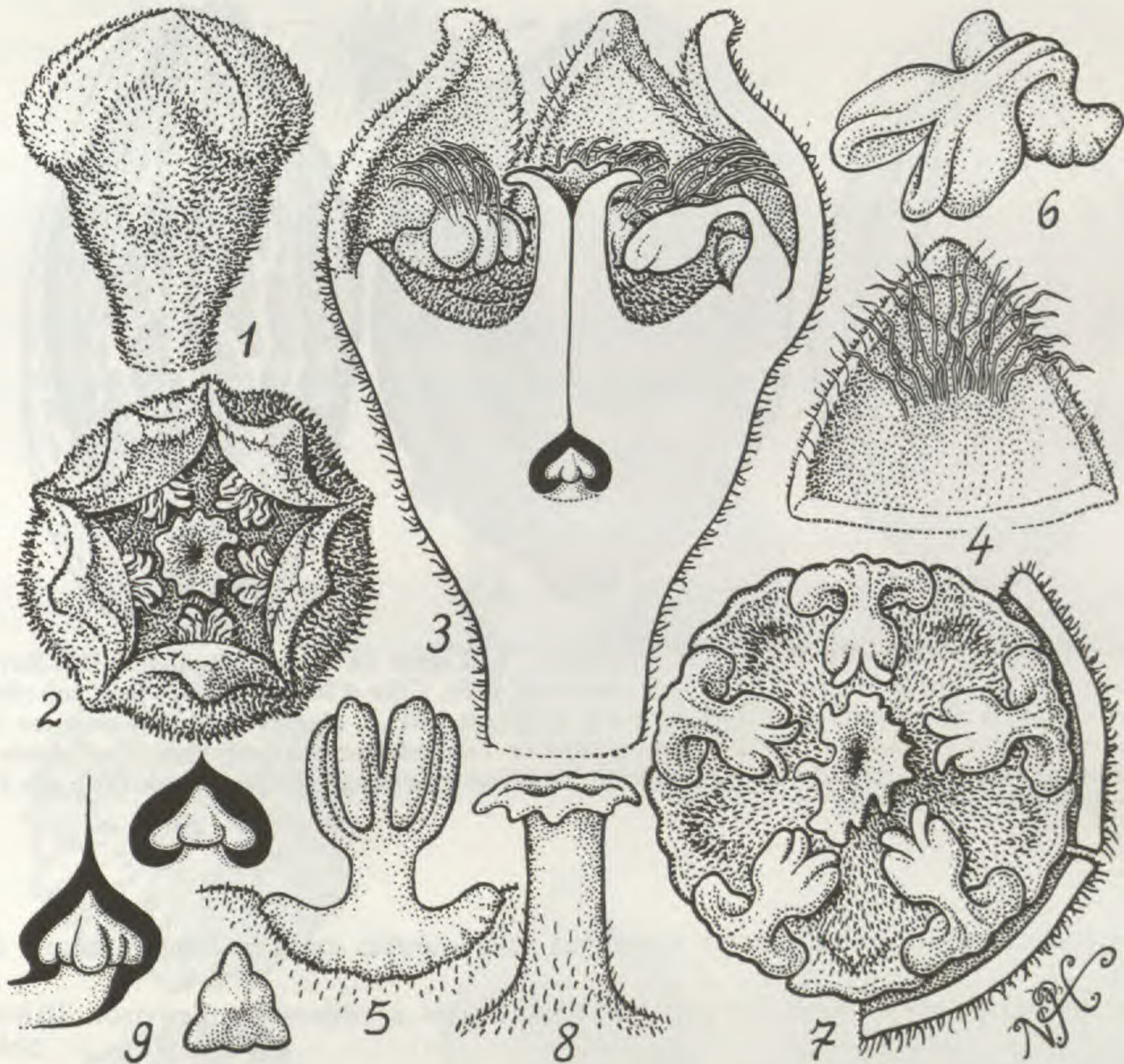


Fig. 3. — Fleur ♀ ou ⚥ longistyle d'**Okoubaka aubrevillei** Pellegrin & Normand : **1**, bouton, diam. 3,5 mm ; **2**, fleur vue par dessus, diam. 4 mm ; **3**, coupe de fleur (noter le canal long de 3,5 mm), 6 × 4 mm ; **4**, tépale vu par la face interne, 1,7 × 2 mm ; **5**, étamine (stérile), face interne, haute de 1 mm ; **6**, étamine en vue oblique (noter la base arquée et charnue du filet) ; **7**, détail du disque, diam. 3 mm, et de l'androcée (anthères stériles) ; **8**, style haut de 1,3 mm, stigmate large de 0,9 mm ; **9**, vues latérales de deux placentas ovulifères, et placenta vu par dessus large de 0,3 mm. (*Aubréville 603*, Côte d'Ivoire, 1936, type de l'espèce).

Clé des noix d'Okoubaka comparées aux noix de quelques Olacaceae et Santalaceae (espèces à gros fruits infères)

1. Graine dépourvue de testa (*Santalaceae*) ; albumen non ruminé ; endocarpe à crêtes externes incomplètes ou irrégulières ; fond des fossettes endocarpiques poré (passages de fibres) ; pas de crêtes pulpeuses internes. — Fig. 5.
   2. Noix deux fois plus longue que large ; endocarpe à crêtes longitudinales fortes et irrégulières ; endocarpe très épais d'environ 3-4 mm ; fossettes longitudinales oblongues et profondes ; pores très petits et très nombreux ; cupule apicale profonde couronnée de denticules . . *Okoubaka*
   2'. Noix ovoïde ou globoïde ; parfois des crêtes longitudinales incomplètes ; endocarpe épais seulement de 1-3 mm ; surface ± verruculeuse à subéchinulée avec des pores bien apparents ; couronne apicale à fond plan ou conique, ou encore sommet convexe sans cupule profonde.

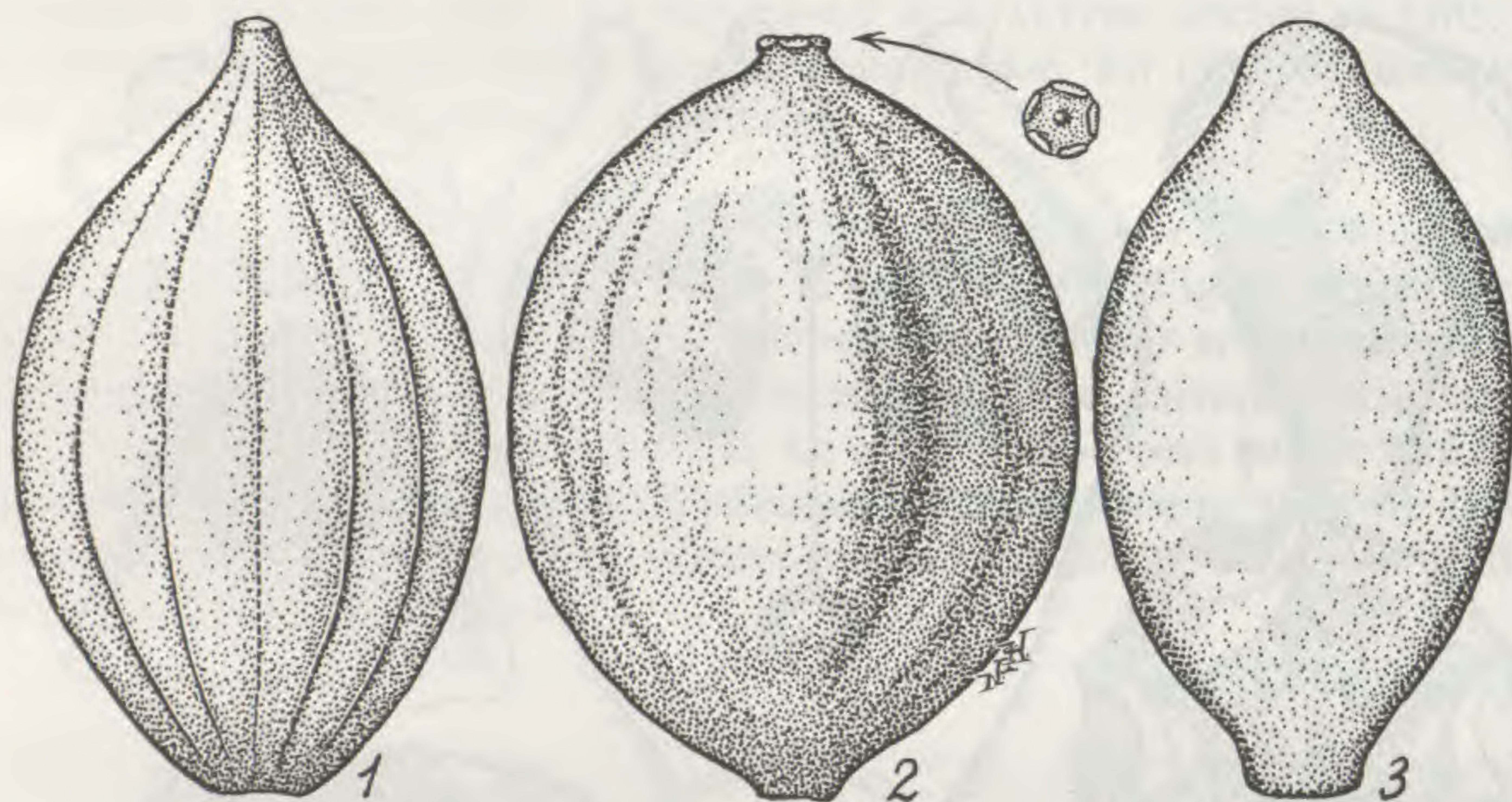


Fig. 4. — Fruit d'**Okoubaka aubrevillei** Pellegrin & Normand : **1**, d'après un croquis de *Samai 358*, Sierra Leone, 6.8.1966, longueur 80-100 mm environ ; **2**, d'après *Aubréville 1788*, Côte d'Ivoire, 8.1933, fruit sec réhydraté de 65 × 55 mm (avant la préparation de la noix, voir Fig. 5, détails 1-4) ; **3**, d'après la Flore Forestière de la Côte d'Ivoire, fruit de 90 × 50 mm. — NOTA : compte tenu de l'imperfection des données, ces dessins sont des interprétations ou « portraits-robots » en quelque sorte ; l'extrême parcimonie des récoltes de cette très rare espèce justifie l'emploi d'un tel procédé.

3. Pores endocarpiques plutôt fins et nombreux ; fruit sessile ou à pédoncule court, d'environ 5 mm . . . . *Santalum*

3'. Pores endocarpiques grossiers et peu nombreux ; fruit à pédoncule d'environ 10 mm . . . . *Scleropyrum*

1'. Graine pourvue de testa (*Olacaceae*). — Fig. 6.

4. Albumen ruminé ; endocarpe à crêtes externes méridiennes estompées mais régulières et joignant les deux extrémités de la noix ; espaces intermédiaires plissés faiblement et non porés ; crêtes internes d'origine pulpeuse, non ossifiées . . . . *Octoknema*

4'. Albumen non ruminé ; endocarpe ovoïde sans crêtes ni pores, mais surface marquée en long de fines striures tangentielles ; pas de crête interne d'origine pulpeuse . . . . *Strombosiopsis*.

NOTE TECHNIQUE. — Le nettoyage des noix doit être fait avec le plus grand soin : choix de fruits bien mûrs ; ébullition prolongée du matériel d'herbier ; pulpe ôtée en deux temps séparés par une seconde ébullition ; grattage soigneux avec un outil dur mais non tranchant ; grattage très fin et très soigneux des anfractuosités et des pores avec ablation des fibres sous binoculaire (× 8 environ) ; brossage ; séchage. Pour l'étude en coupe de l'endocarpe, sciage et ponçage très fin ; éventuellement une nouvelle ébullition permet de bien réhydrater les parties internes.

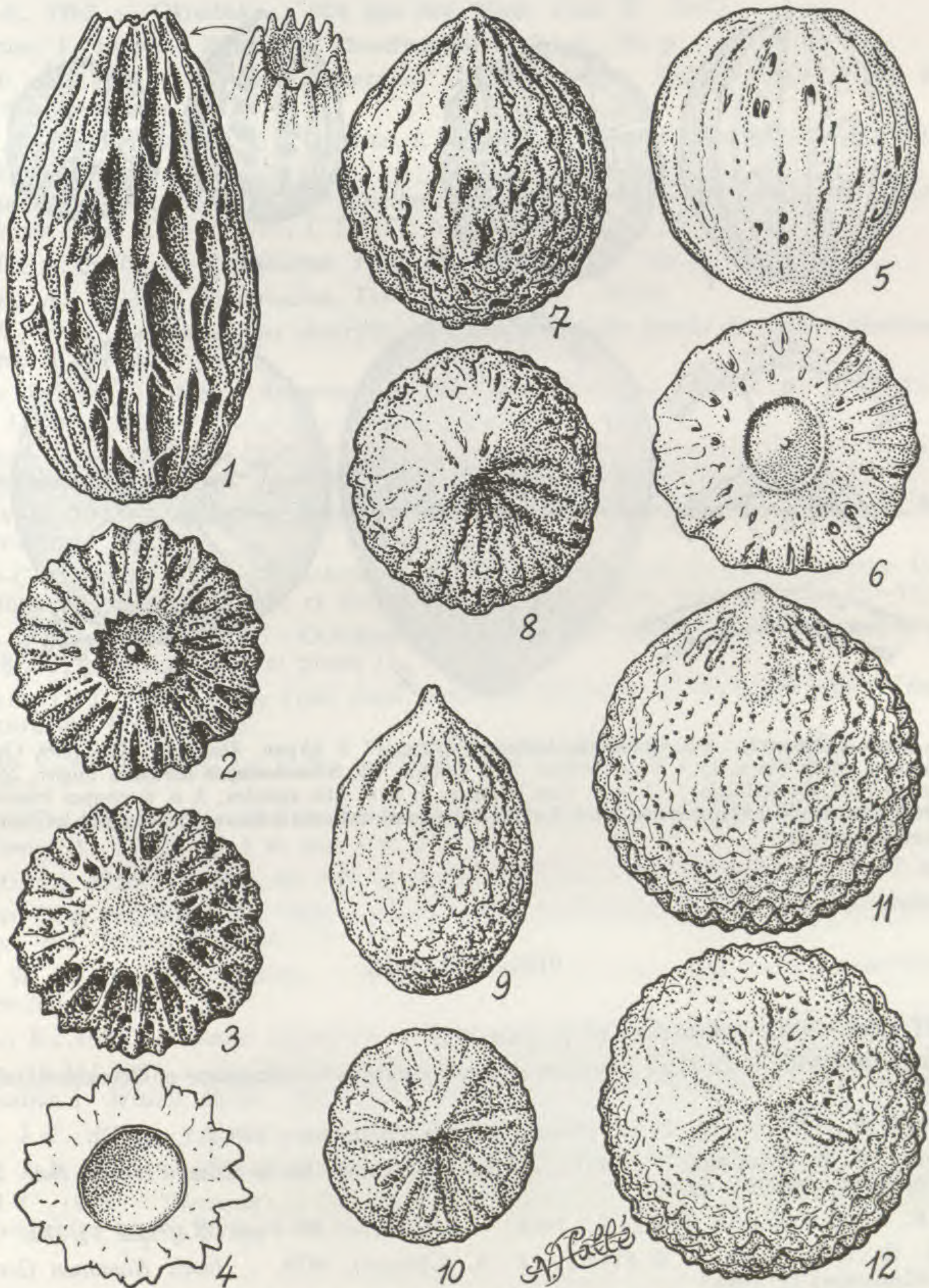


Fig. 5. — **Noix de Santalaceae** : **1-4**, **Okoubaka aubrevillei** Pellegrin & Normand, 32 × 16 mm, *Aubréville 1788*, Côte d'Ivoire ; **5**, **6**, **Scleropyrum wallichianum** Arn., 19 × 18,5 mm, *Harmand 638*, Cochinchine ; **7**, **8**, **Santalum insulare** Bertero, 20 × 16,5 mm, *Nadeau 328* (ou *32 g* ?), Tahiti ; **9**, **10**, même espèce, 19,5 × 13,5, *Florence 6548*, Rapa ; **11**, **12**, **Santalum marchionense** Skottsberg, 23 × 23 mm, *Gillett 2216*, Nukuhiva. — 1, 5, 7, 9, 11, vues latérales ; 2, 6, 8, 10, 12, vues apicales ; 3, vue par dessous ; 4, coupe transversale.

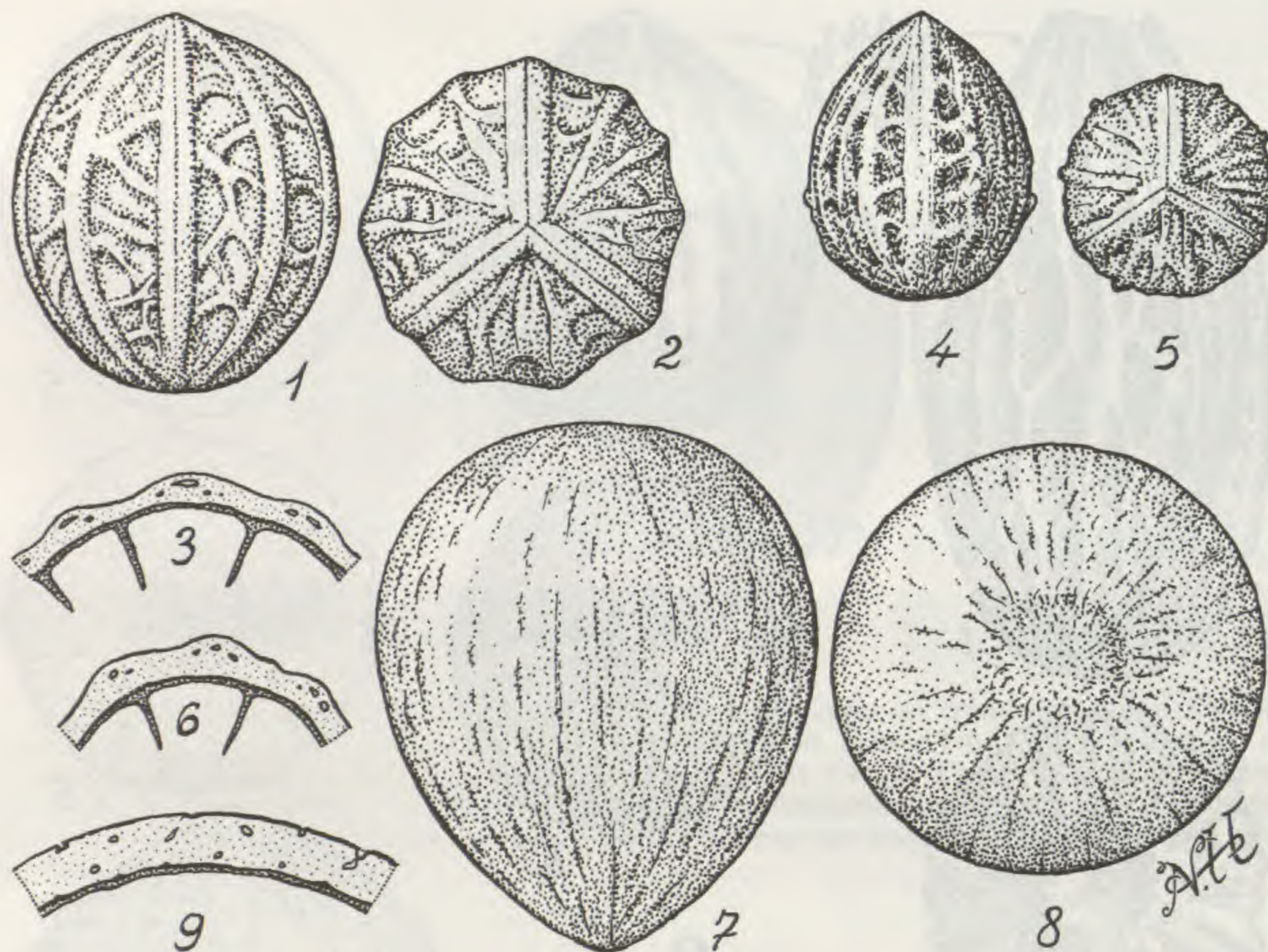


Fig. 6. — **Noix d'Olacaceae** : **1-3**, **Octoknema klaineana** Pierre, 17 × 15 mm, *Klaine s.n.*, 25.2.1899, Gabon ; **4-6**, **Octoknema affinis** Pierre, 12 × 9 mm, *Klaine 2920*, Gabon ; **7-9**, **Strombosiopsis tetrandra** Engler, 24 × 20 mm, *Tisserant 1815*, Centrafrique. — 1, 4, 7, vues latérales ; 2, 5, 8, vues apicales ; 3, 6, 9, coupes transversales de secteurs d'endocarpe (respectivement 0,8, 1, 1,6 mm d'épaisseur), avec sur la face concave interne les débris pulpeux sous-endocarpiques.

BIBLIOGRAPHIE

AETFAT-index, 1958. — Bruxelles, 65 p., juin 1959.

Aubréville, A., 1936. — *La Flore Forestière de la Côte d'Ivoire*. 1. Olacaceae et Octoknemataceae : 82-93.

Aubréville, A., 1959. — *Id.*, 2e éd. révisée 1, Octoknématacées : 113-117, *tab. 30*.

Aubréville, A. & Pellegrin, F., 1937. — Deux nouveautés de la Côte d'Ivoire. *Bull. Soc. Bot. France* 84 : 390-393, fig. 1.

Bamps, P., Lebrun, J.-P. & Stork, L., 1984. — *Index Icon. Pl. Vasc. d'Afrique* 3 : 280.

Farr, E. R., Leussink, J. A. & Stafleu, F. A. (éditeurs), 1979. — *Index Nominum Genericorum (Plantarum)* 2 : 1199.

Hallé, F. & Oldeman, R. A. A. — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson, Paris, 178 p.

Hallé, F., Oldeman, R. A. A. & Tomlinson, P. B., 1978. — *Tropical Trees and Forests*. Springer Verlag, 441 p.

HARDIE, A., 1963. — Okoubaka, a rare juju tree, Niger. *Field* 28 : 70-72.

HUTCHINSON, J., 1959. — *Families of Flowering Plants*. 2 vol., 793 p.

IRVINE, F. R., 1961. — *Woody Plants of Ghana*. London, Oxford Univ. Press, 868 p., Octoknemataceae : 475.

KEAY, R. W., *in* HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J. M., 1958. — *Flora of West Tropical Africa*. Ed. 2, 1 (2) : 656-666.

LA MENSBRUGE, G. DE, 1966. — *La germination et les plantules des essences arborées de la forêt dense humide de la Côte d'Ivoire*. C.T.F.T., Nogent-sur-Marne, 389 p.

LAWALRÉE, A., 1972. — Santalaceae. *Flore du Cameroun* 14 : 65-71.

LAWALRÉE, A., 1973. — Santalaceae. *Flore du Gabon* 21 : 63-68.

LEMÉE, A., 1959. — *Dictionnaire descriptif et synonymique des genres de plantes phanérogames*, tome 10, 220 p.

LÉONARD, J., 1947. — Notul. Systematicae. *Bull. Jard. Bot. Etat, Bruxelles* 18 : 145-153, fig. 9, p. 151.

LÉONARD, J. & TROUPIN, G., 1950. — Observations sur le genre Okoubaka Pellegrin & Normand (Octoknemaceae). *Bull. Jard. Bot. Etat, Bruxelles* 20 (1) : 11-14, fig. 4, p. 13.

LETOUZEY, R., 1972. — *Manuel de Botanique Forestière, Afrique tropicale*, 3 vol., C.T.F.T., Nogent-sur-Marne, 463 p.

LOBREAU-CALLEN, D., 1982. — Structures et affinités polliniques des Cardiopterygaceae, Dipentodontaceae, Erythropalaceae et Octoknemaceae. *Bot. Jahrb. Syst.* 103 (3) : 371-412, 9 fig.

LOUIS, J. & LÉONARD, J., 1978. — Octoknemaceae. *Flore du Congo Belge et du Ruanda-Urundi* 1 : 288-293, tab. 31, p. 291 et photo 11.

MABBERLEY, D. J., 1987. — *The Plant Book, a portable dictionary of the higher plants*. Cambridge University Press, 706 p.

METCALFE, C. R. & CHALK, L., 1950. — *Anatomy of the Dicotyledons* I. Oxford Clarendon Press, 724 p.

NORMAND, D., 1944. — Note sur l'anatomie du bois du genre nouveau Okoubaka. *Bull. Soc. Bot. France* 91 : 20-25, fig. 1 et tab. 4 et 5.

NORMAND, D., 1950. — *Atlas des bois de la Côte d'Ivoire* 1. Octoknemacées : 76-77, tab. 11.

NORMAND, D. & PELLEGRIN, F., 1946. — Une nouvelle localité africaine du genre Okoubaka. *Bull. Soc. Bot. France* 93 : 138-139.

ROBYNS, W. & LAWALRÉE, A., 1948. — Santalaceae. *Flore du Congo Belge et du Ruanda-Urundi* 1 : 294-303.

ROULEAU, E., 1981. — *Guide (Répertoire des noms génériques)*. Chatelain, Québec, 174 p.

STAUFFER, H. U., 1957. — Zur Stellung der Gattung Okoubaka Pellegrin & Normand, Santalales-Studien 1. *Mitteil. Botan. Mus. Univ. Zürich* 209 : 422-427, fig. 1.

VILLIERS, J.-F., 1973. — Octoknémacées. *Flore du Cameroun* 15 : 181-192, tab. 44.

VILLIERS, J.-F., 1973. — Octoknémacées. *Flore du Gabon* 20 : 181-192, tab. 44.

WILLIS, J. C., 1973. — *Dictionary of the Flowering Plants & Ferns*. Ed. 8, rev. by AIRY SHAW, H. K., Cambridge Univ. Press, 1245 p.

HARMS, [illegible], 19[illegible]. — [illegible]
HOLLIMAN, [illegible], 1979. — [illegible] *Photoplot Resist* [illegible]
[illegible], F. [illegible], 19[illegible]. — [illegible]
[illegible] (1[illegible]
[illegible]
[illegible]
LE [illegible]
[illegible]
LANGLOIS, A., [illegible]. — [illegible]
LANGLOIS, A., [illegible]. — [illegible]
LANG, N., 1979. — [illegible]
[illegible]
LEMAN, J., [illegible]
[illegible]
LEMAN [illegible], 1970. — [illegible]
[illegible]
LEMAN, [illegible]
[illegible]
[illegible]
[illegible]
LEWIS, J. [illegible]
[illegible]
MANNING, [illegible], 1967. — [illegible]
University Press, [illegible]
[illegible]
[illegible]
[illegible]
[illegible]
[illegible]
[illegible]
[illegible]
ROBERTS, [illegible]
[illegible]
ROBINSON, [illegible]
[illegible]
WALLACE, [illegible]
WALTERS, [illegible]
WATERS, [illegible]
[illegible]
[illegible]

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 365-391.

Changements dans la végétation de la Nouvelle-Calédonie au cours du Tertiaire : la végétation et la flore des roches ultrabasiques

T. JAFFRÉ, PH. MORAT, J.-M. VEILLON & H. S. MACKEE

Résumé : La mise en place d'un important manteau de roches ultrabasiques qui a probablement recouvert la quasi-totalité de la Nouvelle-Calédonie à la fin de l'Eocène et qui occupe actuellement 1/3 de sa superficie a eu pour effet de confronter les espèces existantes à de nouvelles contraintes écologiques et a de ce fait profondément marqué l'évolution de la Flore. Le dénombrement des espèces de la flore des roches ultrabasiques montre leur large contribution à la richesse et à l'originalité de la flore néo-calédonienne. 1844 espèces appartenant à 440 genres (représentant plus de 60 % de la flore autochtone dans chaque cas) et à 119 familles sur un total de 154 familles indigènes ont été répertoriées. Parmi ces espèces, 1176 (soit 39 % de la flore autochtone) sont strictement inféodées au domaine ultrabasique et 98 % de celles-ci sont en outre des endémiques néo-calédoniennes. L'examen des composantes de cette Flore et notamment de leur importance sur péridotites par rapport aux autres substrats ainsi que leur répartition géographique permet de cerner les phénomènes qui ont présidé à la différenciation d'une flore des roches ultrabasiques à partir d'un fonds floristique néo-calédonien Eocène. Au nombre de ceux-ci on peut signaler des phénomènes d'extinction, de sélection, de diversification et de préservation, induits par la nature du substrat géologique mais aussi par son étendue, la diversité des biotopes engendrés et le compartimentage du couvert végétal initial.

Summary : The deposit of an important mantle of ultramafic rocks, which has probably covered nearly all of New Caledonia at the end of the Eocene and which currently occupies one third of its area, has resulted in sub-mitling the then existing species to new ecological restraints and has consequently profoundly influenced the evolution of the flora. An enumeration of the plant species on ultramafic rocks demonstrates their wide contribution to the wealth and originality of the new-caledonian flora. 1844 species belonging to 440 genera (representing more than 60 % of the autochthonous flora in either case) and to 119 families out of a total of 154 indigenous families have been listed. Amongst these 1176 species (39 % of the autochthonous flora) are strictly limited to the ultramafic areas and 98 % of these are moreover new-caledonian endemics. The study of the components of this flora and in particular of their importance on peridotites in comparison with other substrata, as well as their present geographical distribution, allows to define the phenomena which have conditioned the differentiation of a flora peculiar to ultramafic rocks from Eocene or earlier new-caledonian stock. Amongst these one may point out phenomena of extinction, selection, diversification and preservation, induced by the nature and extent of the geological formation, the diversity of the biotopes involved, and the fragmentation of the original vegetation cover.

Tanguy Jaffré et Jean-Marie Veillon, Centre O.R.S.T.O.M., BP A5, Nouméa, Nouvelle-Calédonie.
Philippe Morat, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.
Hugh S. MacKee, Service des Forêts et du Patrimoine Naturel, BP 285, Nouméa, Nouvelle-Calédonie.

INTRODUCTION

A la fin de l'Eocène, la flore et la végétation de la Nouvelle-Calédonie subirent des modifications considérables à la suite d'un événement géologique majeur : la mise en place d'un grand feuillet de roches ultrabasiques qui a recouvert tout ou partie de la Grande Terre et des Iles qui la prolongent à partir d'une subduction située au N.E. de l'Ile des Pins (PARIS, 1981) et dont il subsiste de nos jours d'impressionnants témoins.

Ce recouvrement a été réduit par l'érosion (GUILLON & ROUTHIER, 1971 ; GUILLON, 1975) à des massifs discontinus (Fig. 1). Ils occupent 1/3 de la surface soit environ 5500 km² s'étageant du niveau de la mer jusqu'à 1618 m d'altitude et recevant entre 900 mm et plus de 4000 mm de pluie par an. D'autre part de nombreux affleurements ultrabasiques (les filons serpentineux très dispersés et de trop petites surfaces pour être cartographiés) interviennent dans la distribution des espèces végétales.

Les études floristiques et écologiques entreprises fragmentairement à partir de certains massifs (Boulinda, Koniambo, Massifs du Sud) ou types de végétation (forêt dense humide, maquis minier) (VIROT, 1956; JAFFRÉ, 1980; MORAT et al., 1984, 1986) ont montré leurs particularités dues à leurs conditions très spéciales de milieu qui sont celles existant sur tous les affleurements de roches ultrabasiques à travers le Monde (WHITTAKER, WALKER & KRUCKEBERG, 1954; PROCTOR & WOODELL, 1975).

A partir d'une analyse qualitative et quantitative étendue cette fois à l'ensemble de la flore autochtone du domaine ultrabasique (représentée par la forêt dense humide, sclérophylle et rivulaire, le maquis, la végétation aquatique) et de la répartition géographique de ses éléments floristiques, la présente étude a pour but de connaître l'ensemble des mécanismes ainsi que leur ampleur et leurs conséquences, qui à l'Eocène supérieur ont présidé à la mise en place puis à la différenciation du nouveau couvert végétal.

LE SUBSTRAT ULTRABASIQUE

Les formations ultrabasiques (ultramafiques) de Nouvelle-Calédonie (GUILLON, 1975; TRESCASES, 1975) sont constituées principalement de péridotites (harzburgites, dunites, pyroxénites), mais également de serpentinites moins répandues. Toutes ces roches sont des silicates ferromagnésiens dépourvus de feldspath et de quartz. Elles se caractérisent du point de vue chimique par une pauvreté en Ca, P, Al, K, une richesse en Fe et Mg et des teneurs élevées en certains métaux lourds : Cr, Ni, Co, Mn.

Leur altération (TRESCASES, 1969, 1975; LATHAM, 1975, 1986) conduit à la formation de plusieurs catégories de sols bien différents. En ce qui concerne la nutrition minérale des plantes (JAFFRÉ, 1976) les cas extrêmes sont représentés par des sols hypermagnésiens à pH basique (sols bruns, sols d'alluvions récentes, sols peu évolués d'érosion) et des sols ferrallitiques ferritiques fortement désaturés à pH nettement acide.

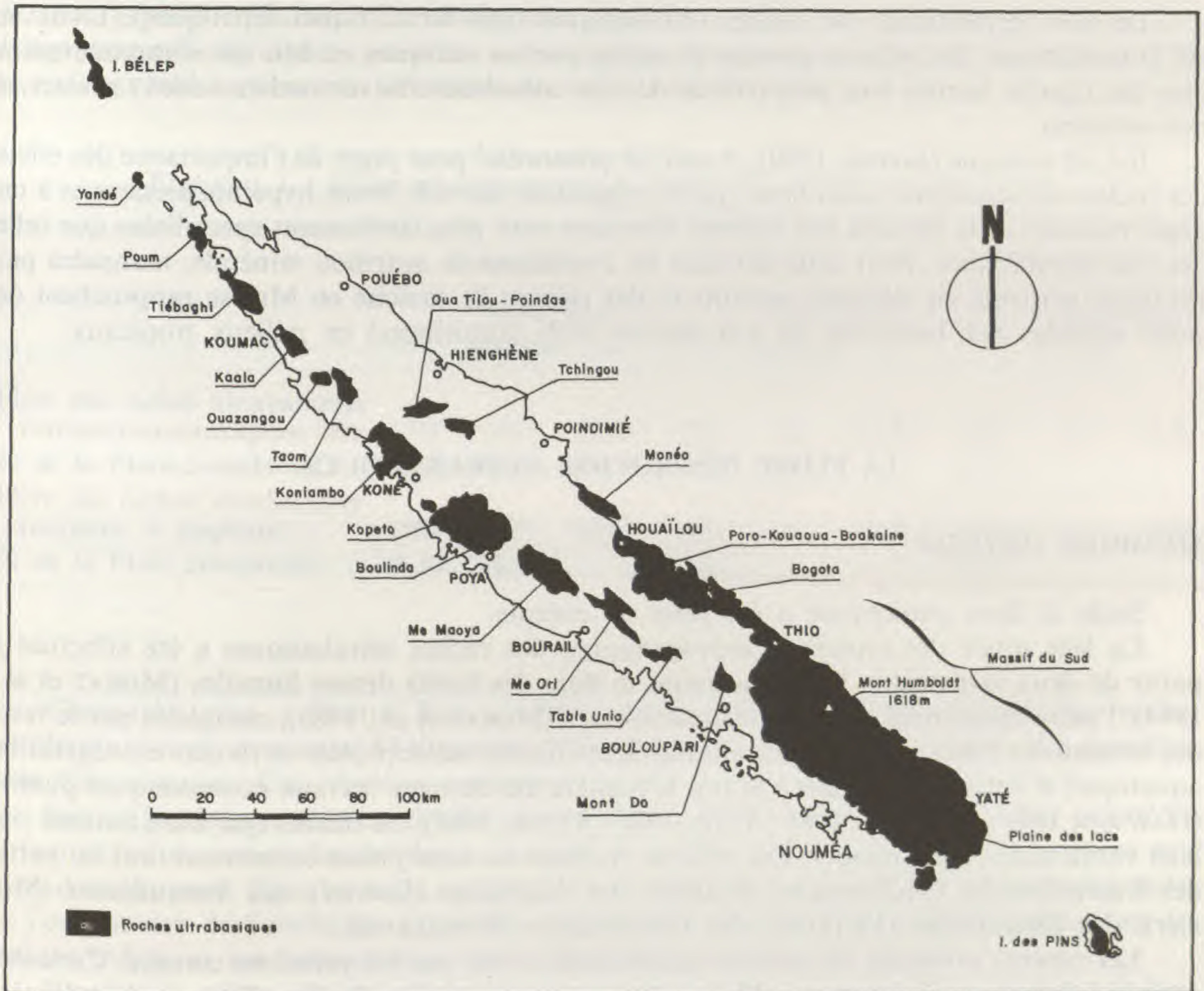


Fig. 1. — Répartition des massifs de roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie.

Dans les deux cas il s'agit de sols fortement carencés en P, Ca et K et possédant à des degrés divers, selon leur position topographique qui règle les phénomènes de remaniement, des teneurs anormalement élevées en métaux lourds (Ni, Co, Mn, Cr).

Les sols hypermagnésiens qui répondent le mieux à la notion de « sols serpentineux » largement étudiés à travers le monde (DUVIGNEAUD, 1966; PROCTOR & WOODELL, 1975) offrent aux plantes, en raison du fort déséquilibre Ca/Mg, des conditions de nutrition calcique extrêmement défavorables, incompatibles avec le développement de nombreuses espèces végétales mal adaptées à ces milieux spéciaux.

Les sols ferrallitiques qui résultent d'une évolution poussée sous climat chaud et humide sont principalement constitués de Fe et de Cr, ce dernier élément, à quelques rares exceptions près, sous forme inassimilable pour les plantes. Ces sols peuvent présenter une texture friable ou massive (sols cuirassés).

Les sols ferrallitiques sur roches ultrabasiques (sols ferrallitiques ferritiques) (LATHAM, 1975) constituent des milieux pauvres et acides parfois toxiques en Mn qui s'apparentent à bien des égards, hormis leur pauvreté en Al, aux sols désaturés sur roches acides (schistes et micaschistes).

Il a été souligné (JAFFRÉ, 1980), et ceci est primordial pour juger de l'importance des effets des roches ultrabasiques sur la flore, que la végétation des sols bruns hypermagnésiens et à un degré moindre celle des sols peu évolués d'érosion sont plus étroitement spécialisées que celle des sols ferrallitiques. Pour cette dernière les conditions de nutrition minérale, marquées par l'extrême pauvreté en éléments nutritifs et des risques de toxicité en Mn, se rapprochent de celles réalisées par beaucoup de sols lessivés (sols latéritiques) en milieux tropicaux.

LA FLORE DES ROCHES ULTRABASIQUES

MÉTHODE D'ÉTUDE

Seule la flore autochtone a été prise en compte.

La liste totale des espèces phanérogamiques des roches ultrabasiques a été effectuée à partir de deux inventaires, l'un concernant la flore des forêts denses humides (MORAT et al., 1984), l'autre concernant celle des maquis miniers (MORAT et al., 1986), complétés par le reste des formations existant sur roches ultrabasiques (forêts sclérophylles et rivulaires, végétation aquatique) et entièrement remis à jour à la lumière des derniers travaux taxonomiques publiés (DAWSON, 1984; HARTLEY, 1985; VINK, 1985; STONE, 1985), ou inédits que leurs auteurs ont bien voulu nous communiquer. Ces travaux en cours ou sous presse concernent tout ou partie des Euphorbiacées (MCPHERSON, SCHMID), des Araliacées (LOWRY), des Sterculiacées (MORAT), des Dilléniacées (VEILLON), des Cunoniacées (HOOGLAND).

Les espèces présentes de manière accidentelle n'ont pas été prises en compte. Certaines espèces (*Commersonia bartramia* Merr., *Duboisia myoporoides* R. Br., *Trema orientalis* (L.) Blume...) qui, dans le domaine ultrabasique comme ailleurs, présentent des peuplements stables dans les zones dégradées ou anthropisées ont par contre été retenues.

Les épiphytes strictes (uniquement des Orchidacées) ont été comptabilisées à part.

Les taxons de rang infraspécifique n'ont pas été pris en compte dans les totaux.

La flore des roches ultrabasiques, dans ses différentes composantes est d'abord comparée à l'ensemble de la flore autochtone dont l'évaluation tient compte, elle aussi, des dernières révisions et mises au point déjà citées. De nombreuses incertitudes concernant l'indigénat de certains taxons ont pu être levées grâce au travail de l'un d'entre nous (MACKEE, 1985).

Enfin, chaque fois que cela a été possible, un décompte des espèces inféodées au domaine ultrabasique a été effectué par zone géographique.

LA FLORE PHANÉROGAMIQUE DES ROCHES ULTRABASIQUES

La flore phanérogamique du domaine ultrabasique (Tableau 1) compte 1758 espèces terrestres ou marécageuses fixées, auxquelles s'ajoutent 86 Orchidacées épiphytes, soit un total

de 1844 espèces appartenant à 440 genres dont 91 endémiques à l'Archipel. Cette flore comprend toutes les espèces présentes sur ce type de substrat dont certaines seulement lui sont exclusives (flore strictement inféodée aux roches ultrabasiques).

TABLEAU 1 : Flore phanérogamique totale des roches ultrabasiques.

	ESPÈCES			GENRES			FAMILLES		
	Total	Endémiques Effectifs	Endémiques %	Total	Endémiques Effectifs	Endémiques %	Total	Endémiques Effectifs	Endémiques %
Flore des roches ultrabasiques (terrestre) ou marécageuse fixée	1758	1617	91,98	413	91	22,03	119	4	3,36
% de la Flore autochtone	60,25	70,09		61,40			79,31		
Flore des roches ultrabasiques (terrestre + épiphyte)	1844	1671	90,62	440	91	20,68	119	4	3,36
% de la Flore autochtone	61,14	70,75		61,23			76,97		

Comparée avec « l'autre flore » (flore totale moins la flore exclusive des roches ultrabasiques) qui comprend 1840 espèces, elle est de taille équivalente malgré une superficie deux fois moindre. Ces résultats soulignent sa très grande richesse.

Son originalité est aussi confirmée par la présence de 1617 espèces endémiques, soit 92 %. Si l'on prend en compte les épiphytes, les chiffres passent respectivement à 1671 espèces et à 91 % d'endémisme. Dans les deux cas les valeurs observées sont nettement supérieures à celles de l'endémisme de l'ensemble de la flore autochtone de l'Archipel (75-80 % selon que les espèces indigènes sont prises dans une acception plus ou moins large).

Il en est de même au niveau familial. Sur les 154 familles de la flore autochtone, 119 (soit 79 %) ont des représentants sur roches ultrabasiques. Des 5 familles endémiques, 4 sont représentées sur roches ultrabasiques (Oncothécacées, Phéllinacées, Strasburgériacées, Paracryphiacées).

Parmi les familles totalement absentes du domaine ultrabasique, nombreuses sont celles de répartition pantropicale et faisant le plus souvent partie de la flore rudérale ou de la flore du bord de mer (Boraginacées, Commélinacées, Crucifères, Polygonacées, Plumbaginacées, Chénopodiacées). La plupart d'entre elles ne possèdent pas d'endémiques néo-calédoniennes. Seules 3 familles font exception, les Amborellacées, les Triméniacées et les Cucurbitacées, les 2 premières n'étant représentées que par une seule espèce, la dernière possédant une espèce endémique.

Au sein des principales familles, la comparaison du nombre de leurs espèces présentes sur le domaine ultrabasique (Tableau 2) et sur les autres substrats est en faveur du premier groupe notamment pour : les Sapotacées, les Protéacées, les Dilléniacées, les Epacridacées, les Podocarpacées, les Araucariacées, les Oléacées, les Anacardiacées, les Santalacées, les Escalloniacées, les Goodéniacées, les Cupressacées, les Balanopacées, les Simaroubacées, les

Chrysobalanacées, les Eriocaulacées et les Fagacées où le nombre d'espèces est au moins deux fois plus important sur roches ultrabasiques qu'ailleurs. Ce déséquilibre est encore important (effectifs en nombre d'espèces supérieurs d'un tiers) pour les Cunoniacées, les Myrtacées, les Apocynacées, les Rutacées, les Flacourtiacées, les Lauracées, les Célastracées, les Thyméléacées, les Violacées, les Annonacées, les Euphorbiacées. Il reste encore sensible, bien que moins important, pour les Pittosporacées, les Guttifères, les Wintéracées, les Phéllinacées, les Saxifragacées et les Rhamnacées.

TABLEAU 2 : Comparaison en nombre d'espèces — NBR — des principales familles présentes sur roches ultrabasiques (par au moins 5 espèces) — UB — et sur substrats différents — SD — (les familles ayant un moins grand nombre d'espèces sur roches ultrabasiques qu'ailleurs sont en italique).

FAMILLES	TOTAL	UB		SD	
		NBR	% du total	NBR	% du total
Myrtacées	223	174	78,03	103	46,19
Orchidacées	197	157	79,70	154	78,17
Euphorbiacées	207	144	69,57	98	47,34
Rubiacées	218	126	57,80	125	57,34
Apocynacées	104	83	79,81	53	50,96
Rutacées	86	68	79,07	40	46,51
Cunoniacées	90	67	74,44	41	45,56
Sapotacées	79	62	78,48	27	34,18
Araliacées	102	61	59,80	57	55,88
Cypéracées	92	43	46,74	66	71,74
Flacourtiacées	55	38	69,09	25	45,45
Sapindacées	65	37	56,92	45	69,23
Lauracées	46	36	78,26	22	47,83
Protéacées	43	36	83,72	15	34,88
Elaeocarpacées	45	27	60,00	27	60,00
Myrsinacées	55	27	49,09	38	69,09
Pittosporacées	43	25	58,14	20	46,51
Dilléniacées	25	24	96,00	5	20.00
Célastracées	31	23	74,19	16	51,61
Pandanacées	38	22	57,89	29	76,32
Verbénacées	44	22	50,00	26	59,09
Epacridacées	19	18	94,74	3	15,79
Guttifères	24	18	75,00	14	58,33
Palmiers	32	18	56,25	20	62,50
Podocarpacées	18	18	100,00	8	44,44
Graminées	120	17	14,17	114	95,00
Papilionacées	61	17	27,87	50	81,97
Thyméléacées	21	16	76,19	9	42,86
Araucariacées	18	15	83,33	6	33,33
Moracées	39	14	35,90	32	82,05
Oléacées	15	14	93,33	6	40,00
Sterculiacées	31	14	45,16	22	70,97
Asclépiadacées	26	13	50,00	21	80,77
Mimosacées	21	13	61,90	13	61,90

Familles	Total	UB		SD	
		NBR	% du total	NBR	% du total
Méliacées	26	12	46,15	19	73,08
Anacardiacées	13	11	84,62	5	38,46
Santalacées	11	11	100,00	3	27,27
Wintéracées	17	11	64,71	9	52,94
Escalloniacées	11	10	90,91	2	18,18
Goodéniacées	12	10	83,33	3	25,00
Liliacées	14	10	71,43	10	71,43
Phéllinacées	14	10	71,43	8	57,14
Césalpiniacées	19	9	47,37	12	63,16
Annonacées	11	8	72,73	5	45,45
Casuarinacées	13	8	61,54	8	61,54
Loganiacées	14	8	57,14	10	71,43
Saxifragacées	13	8	61,54	7	53,85
Violacées	10	8	80,00	5	50,00
Balanopacées	7	7	100,00	3	42,86
Composées	31	7	22,58	28	90,32
Ebénacées	20	7	35,00	17	85,00
Rhamnacées	10	7	70,00	6	60,00
Simaroubacées	8	7	87,50	3	37,50
Solanacées	12	7	58,33	10	83,33
Acanthacées	12	6	50,00	9	75,00
Chrysobalanacées	8	6	75,00	3	37,50
Cupressacées	6	6	100,00	1	16,67
Gesneriacées	13	6	46,15	7	53,85
Ménispermacées	8	6	75,00	6	75,00
Pipéracées	16	6	37,50	13	81,25
Smilacacées	6	6	100,00	5	83,33
Eriocaulacées	5	5	100,00	0	0,00
Fagacées	5	5	100,00	1	20,00
Linacées	6	5	83,33	4	66,67
Loranthacées	7	5	71,43	5	71,43
Malpighiacées	6	5	83,33	2	33,33
Symplocacées	9	5	55,56	9	100,00

Une telle comparaison est par contre défavorable à la flore du domaine ultrabasique pour les Sapindacées, les Cypéracées, les Pandanacées, les Césalpiniacées, les Verbénacées, les Myrsinacées et les Palmiers. D'autres familles sont même nettement sous-représentées sur roches ultrabasiques, c'est le cas des Sterculiacées, des Asclépiadacées, des Méliacées, dont le nombre d'espèces par rapport à l'autre flore n'est que de 2/3. Ce déséquilibre est encore plus accentué (de la moitié à 1/3 d'espèces seulement) chez les Moracées, les Papilionacées, les Composées ou les Graminées.

Les Orchidacées, les Rubiacées et les Araliacées ont une importance sensiblement égale sur le domaine ultrabasique et sur les autres substrats.

Si certaines familles bien représentées en nombre d'espèces dans la flore des roches ultrabasiques (Epacridacées, Cunoniacées, Myrtacées, Sapotacées, Araucariacées...) impriment

bien souvent une physionomie particulière à la végétation correspondante, d'autres familles, malgré leur sous-représentation numérique en espèces par rapport à la flore totale de l'Archipel n'en jouent pas moins un rôle physionomique déterminant. C'est le cas des Cypéracées qui, en raison de l'abondance et de la diversité des espèces appartenant à certains genres (*Costularia, Schoenus*), sont caractéristiques de la végétation ligno-herbacée sur roches ultrabasiques. De même les Casuarinacées en raison du comportement grégaire sur terrains miniers de quelques espèces impriment une physionomie remarquable à certains groupements paraforestiers.

Au niveau générique, la plupart des genres de la flore néo-calédonienne sont représentés sur roches ultrabasiques. S'il est vrai que la plupart des genres absents sont panpacifiques, pantropicaux ou cosmopolites, on ne doit pas oublier pour autant l'absence significative de genres paucispécifiques comme *Fontainea* (Euphorbiacées), *Trimenia* (Triméniacées), *Moerenhoutia* (Orchidacées) voire même endémiques à la Nouvelle-Calédonie comme *Amborella* (Amborellacées), *Kibaropsis* (Monimiacées), *Pichonia* (Sapotacées), *Captaincookia* (Rubiacées) et 7 genres de Palmiers (sur les 17 que compte le territoire).

Les genres ayant le plus grand nombre d'espèces sur roches ultrabasiques (Tableau 3) sont : *Phyllanthus* (76 espèces) et *Psychotria* (49 espèces), ce dernier étant aussi bien représenté si ce n'est mieux sur les autres types de substrat. Viennent ensuite avec 27 à 20 espèces sur roches ultrabasiques : *Eugenia, Alyxia, Pittosporum, Hibbertia, Pancheria, Cunonia*, tous mieux représentés sur ce type de substrat. Dans le même cas avec au moins 15 espèces on trouve : *Morinda, Xanthostemon, Medicosma, Polyscias*; puis avec au moins 10 espèces : *Acianthus, Alstonia, Litsea, Planchonella, Parsonsia, Xylosma, Homalium, Metrosideros, Araucaria, Costularia, Lethedon, Stenocarpus, Styphelia, Tristaniopsis, Baloghia, Beauprea, Guettarda, Rapanea, Zygogynum*. A l'opposé, les genres *Elaeocarpus, Schefflera, Oxera, Tapeinosperma, Cupaniopsis, Acropogon, Ficus*, représentés par plus de 25 espèces dans l'ensemble de la flore autochtone sont sous-représentés sur terrains miniers. Le même phénomène s'observe chez beaucoup de genres à prédominance forestière (*Cryptocarya, Caryophyllus, Dysoxylum, Garcinia, Freycinetia*...).

TABLEAU 3 : Comparaison en nombre d'espèces des principaux genres représentés sur roches ultrabasiques (par au moins 5 espèces) — UB — et sur substrats différents — SD — (par ordre décroissant du nombre d'espèces sur roches ultrabasiques).

GENRES	FAMILLES	TOTAL	UB	SD
Phyllanthus	Euphorbiacées	110	76	42
Psychotria	Rubiacées	85	49	51
Eugenia	Myrtacées	37	27	17
Alyxia	Apocynacées	33	25	18
Pittosporum	Pittosporacées	43	24	19
Hibbertia	Dilléniacées	24	23	5
Pancheria	Cunoniacées	30	23	10
Cunonia	Cunoniacées	23	20	6
Elaeocarpus	Elaeocarpacées	30	18	19
Morinda	Rubiacées	23	17	13
Schefflera	Araliacées	37	17	24
Xanthostemon	Myrtacées	19	17	2

GENRES	FAMILLES	TOTAL	UB	SD
Oxera	Verbénacées	34	16	20
Medicosma	Rutacées	15	10	0
Polyscias	Araliacées	23	15	14
Acianthus	Orchidacées	15	14	4
Alstonia	Apocynacées	15	14	7
Litsea	Lauracées	14	14	2
Planchonella	Sapotacées	19	14	6
Pandanus	Pandanacées	21	14	14
Parsonsia	Apocynacées	16	14	9
Syzygium	Myrtacées	25	14	21
Tapeinosperma	Myrsinacées	39	14	30
Xylosma	Flacourtiacées	20	14	8
Homalium	Flacourtiacées	18	13	8
Metrosideros	Myrtacées	16	13	9
Araucaria	Araucariacées	13	12	3
Costularia	Cypéracées	12	12	1
Cupaniopsis	Sapindacées	26	12	19
Lethedon	Thyméléacées	14	12	5
Stenocarpus	Protéacées	12	12	3
Styphelia	Epacridacées	12	12	1
Tristaniopsis	Myrtacées	13	12	2
Acropogon	Sterculiacées	26	11	17
Baloghia	Euphorbiacées	13	11	4
Beauprea	Protéacées	13	11	3
Caryophyllus	Myrtacées	18	11	15
Cryptocarya	Lauracées	19	11	12
Guettarda	Rubiacées	15	11	5
Ficus	Moracées	33	11	29
Rapanea	Myrsinacées	15	11	7
Zygogynum	Wintéracées	17	11	9
Austrobuxus	Euphorbiacées	15	10	6
Bikkia	Rubiacées	11	10	1
Dysoxylum	Méliacées	21	10	14
Guioa	Sapindacées	11	10	8
Myrtus	Myrtacées	10	10	1
Phelline	Phellinacées	14	10	9
Scaevola	Goodéniacées	12	10	3
Argophyllum	Escalloniacées	10	9	2
Austromyrtus	Myrtacées	15	9	8
Beccariella	Sapotacées	11	9	3
Codia	Cunoniacées	13	9	5
Dendrobium *	Orchidacées	11	9	1
Garcinia	Guttifères	15	9	11
Melodinus	Apocynacées	11	9	4
Basselinia	Palmiers	11	8	5
Bocquillonia	Euphorbiacées	14	8	10
Cloezia	Myrtacées	8	8	1
Comptonella	Rutacées	8	8	4
Cyclophyllum	Rubiacées	16	8	9
Freycinetia	Pandanacées	17	8	15

* Terrestres.

GENRES	FAMILLES	TOTAL	UB	SD
Jasminum	Oléacées	9	8	5
Myrtopsis	Rutacées	8	8	2
Ochrothallus	Sapotacées	9	8	3
Archidrendropsis	Mimosacées	8	7	4
Atractocarpus	Rubiacées	12	7	7
Balanops	Balanopacées	7	7	3
Elaeodendron	Célastracées	8	7	2
Gymnostoma	Casuarinacées	8	7	2
Leptostylis	Sapotacées	7	7	2
Liparis	Orchidacées	8	7	6
Megastylis	Orchidacées	7	7	3
Melicope	Rutacées	12	7	8
Meryta	Araliacées	9	7	6
Myodocarpus	Araliacées	12	7	7
Podocarpus	Podocarpacées	7	7	4
Soulamea	Simaroubacées	7	7	2
Arthroclianthus	Papilionacées	19	6	1
Arthrophyllum	Araliacées	10	6	4
Callistemon	Myrtacées	6	6	0
Cleidion	Euphorbiacées	12	6	9
Coronanthera	Gesnériacées	10	6	4
Diospyros	Ebénacées	18	6	15
Dracophyllum	Epacridacées	7	6	2
Dubouzetia	Elaeocarpacées	6	6	1
Exocarpos	Santalacées	6	6	1
Geissois	Cunoniacées	12	6	8
Hunga	Chrysobalanacées	8	6	3
Ixora	Rubiacées	16	6	12
Lasiochlamys	Flacourtiacées	11	6	5
Marsdenia	Asclépiadacées	13	6	5
Maytenus	Célastracées	7	6	2
Montrouziera	Guttifères	6	6	1
Quintinia	Saxifragacées	6	6	2
Sarcomelicope	Rutacées	9	6	7
Semecarpus	Anacardiacées	6	6	1
Solanum	Solanacées	9	6	7
Smilax	Smilacacées	6	6	5
Uromyrtus	Myrtacées	9	6	5
Acsmithia	Cunoniacées	8	6	6
Agathea	Violacées	6	5	3
Calanthe	Orchidacées	5	5	5
Casearia	Flacourtiacées	6	5	3
Dianella	Liliacées	9	5	7
Eriocaulon	Eriocaulacées	5	5	0
Euroschinus	Anacardiacées	7	5	4
Geniostoma	Loganiacées	9	5	5
Menepetalum	Célastracées	6	5	3
Serianthes	Mimosacées	6	5	2
Symplocos	Symplocacées	9	5	9
Oxanthera	Rutacées	5	5	0
Pycnandra	Sapotacées	12	5	8
Zanthoxylum	Rutacées	6	5	4

LA FLORE STRICTEMENT INFÉODÉE AUX ROCHES ULTRABASIQUES

La flore strictement inféodée au domaine ultrabasique en Nouvelle-Calédonie (Tableau 4) compte 1176 espèces (épiphytes comprises) dont 1164 terrestres, soit respectivement 39 et 40 % des espèces de la flore néo-calédonienne. Ces chiffres se rapportant à une superficie inférieure au tiers de l'Archipel font ressortir l'importance de l'élément endémique au domaine ultrabasique.

TABLEAU 4 : Flore phanérogamique exclusive des roches ultrabasiques.

	ESPÈCES			GENRES			FAMILLES		
	Total	Endémiques Effectifs	Endémiques %	Total	Endémiques Effectifs	Endémiques %	Total	Endémiques Effectifs	Endémiques %
Flore des roches ultrabasiques (terrestre) ou marécageuse fixée	1164	1142	98,11	70	38	54,29	7	2	28,60
% de la Flore autochtone	39,89	49,50		10,42			4,83		
Flore des roches ultrabasiques (terrestre + épiphyte)	1176	1153	98,04	72	38	52,78	7	2	28,6
% de la Flore autochtone	38,99	48,81		10,71			4,83		

Cette flore est endémique à l'Archipel à plus de 98 %. 18 espèces seulement ne sont pas des endémiques néo-calédoniennes. Parmi celles-ci figurent 6 Cypéracées : *Gahnia sieberana* Kunth, *Baumea juncea* (R. Br.) Palla, *Schoenus brevifolius* R. Br., *Lepidosperma laterale* R. Br., *Scleria papuana* Kern, *Actinoschoenus filiformis* (Thunb.) Benth. ; 1 Loranthacées (*Amyema scandens* (Tieghem) Danser) et 11 espèces de familles diverses : *Dodonaea angustifolia* L. f. (Sapindacées), *Exocarpos phyllanthoides* Endl. (Santalacées), *Liparis indifferens* J. J. Smith (Orchidacées), *Sciaphila corniculata* Becc. (Triuridacées)...

Plusieurs familles dont les Myricacées et les Xanthorrhoéacées avec 1 espèce chacune, les Xyridacées (3 espèces), les Eriocaulacées (5 espèces), les Lentibulariacées (2 espèces) sont, en Nouvelle-Calédonie, exclusives au substrat ultrabasique. Deux familles forestières endémiques, les Oncothécacées (2 espèces) et les Strasburgériacées (1 espèce) sont dans le même cas. Neuf familles ont plus des 2/3 de leurs espèces liées à ce substrat. Ce sont les Cupressacées (5 espèces), les Dilléniacées (19 espèces), les Epacridacées (16 espèces), les Escalloniacées (9 espèces), les Fagacées (4 espèces), les Goodéniacées (9 espèces), les Malpighiacées (4 espèces), les Araucariacées (12 espèces), les Santalacées (7 espèces).

Parmi les familles ayant 50 % et plus de leurs espèces inféodées au domaine ultrabasique, citons les Myrtacées (121 espèces), les Cunoniacées (55 espèces), les Sapotacées (50 espèces), les Rutacées (46 espèces), les Flacourtiacées (31 espèces), les Protéacées (28 espèces) qui se situent parmi les plus importantes de la Flore.

Au niveau générique, 70 genres (Tableau 5) ont toutes leurs espèces néo-calédoniennes sur roches ultrabasiques. Parmi eux 38 sont endémiques et pour la plupart monospécifiques : *Pseudosciadium* (Araliacées), *Oceanopapaver* (Capparacées), *Peripterygia* (Célastracées), *Neocallitropsis* (Cupressacées), *Platyspermation* (Escalloniacées), *Longetia, Myricanthe, Neoguillauminia* (Euphorbiacées), *Gastrolepis* (Icacinacées), *Canacomyrica* (Myricacées), *Arillastrum, Myrtastrum* (Myrtacées), *Coilochilus* (Orchidacées), *Campecarpus, Clinosperma, Pritchardiopsis* (Palmiers), *Beaupreopsis, Garnieria* (Protéacées), *Normandia* (Rubiacées), *Daenikera* (Santalacées), *Loxodiscus* (Sapindacées), ou paucispécifiques : *Cocconerion* (Euphorbiacées), 2 espèces ; *Cerberiopsis* (Apocynacées), 3 espèces ; *Apiopetalum* (Araliacées), 4 espèces ; *Greslania* (Graminées), 4 espèces. Quelques genres multispécifiques appartiennent aussi aux roches ultrabasiques : *Nephrodesmus* (Papilionacées), 5 espèces ; *Callistemon* (Myrtacées) et *Exocarpos* (Santalacées), 6 espèces et surtout *Medicosma* (Rutacées), 15 espèces.

TABLEAU 5 : Genres exclusifs des roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie (* = genres endémiques).

FAMILLES	GENRES	NOMBRE D'ESPÈCES
Annonacées	*Desmos*	2
Apocynacées	**Cerberiopsis*	3
Araliacées	**Apiopetalum*	4
	Pseudopanax	1
	**Pseudosciadium*	1
Asclépiadacées	*Leichardtia*	2
Capparacées	**Oceanopapaver*	1
Célastracées	**Peripterygia*	1
Césalpiniacées	*Mezoneuron*	3
Composées	*Brachycome*	2
Cupressacées	*Callitris*	2
	**Neocallitropsis*	1
Cypéracées	*Actinoschoenus*	1
	Baumea	3
	Tricostularia	1
Eriocaulacées	*Eriocaulon*	5
Escalloniacées	**Platyspermation*	1
Euphorbiacées	*Alphandia*	2
	**Longetia*	1
	**Cocconerion*	2
	**Myricanthe*	1
	**Neoguillauminia*	1
Gonystylacées	**Solmsia*	2
Graminées	**Greslania*	4
Icacinacées	**Gastrolepis*	1
Lentibulariacées	*Utricularia*	2
Loganiacées	*Logania*	1
Malpighiacées	*Acridocarpus*	1
Myricacées	**Canacomyrica*	1
Myrtacées	**Arillastrum*	1
	Callistemon	6
	**Myrtastrum*	1

FAMILLES	GENRES	NOMBRE D'ESPÈCES
	Rhodamnia	1
	Rhodomyrtus	1
	Stereocaryum	3
Oncothécacées	**Oncotheca*	2
Orchidacées	*Calochilus*	1
	**Coilochilus*	1
Palmiers	**Actinokentia*	2
	**Campecarpus*	1
	**Clinosperma*	1
	**Pritchardiopsis*	1
Papilionacées	**Nephrodesmus*	5
Podocarpacées	*Dacrycarpus*	1
	Dacrydium	4
Protéacées	**Beaupreopsis*	1
	**Garnieria*	1
	Grevillea	3
Rubiacées	**Morierina*	2
	**Normandia*	1
Rutacées	**Boronella*	4
	Boronia	1
	Eriostemon	1
	Medicosma	15
	**Oxanthera*	5
	Zieria	1
Santalacées	**Daenikera*	1
	Exocarpos	6
Sapindacées	*Cossinia*	1
	**Loxodiscus*	1
Sapotacées	**Corbassona*	2
	Iteiluma	4
	Rhamnoluma	3
	**Sebertia*	2
	**Trouettea*	2
Sterculiacées	**Maxwellia*	1
Strasburgériacées	**Strasburgeria*	1
Thyméléacées	**Deltaria*	1
Verbénacées	**Neorapinia*	1
Xyridacées	*Xyris*	3

DISTRIBUTION DES ESPÈCES EXCLUSIVES AUX ROCHES ULTRABASIQUES

L'étude de la distribution de ces espèces porte sur les groupes (familles et genres) ayant fait l'objet d'une révision récente. Elle concerne (Tableau 6) 29 familles (dont 3 de Gymnospermes) et quelques genres récemment étudiés chez les Myrtacées, les Rutacées et les Rubiacées soit un total de 503 espèces.

Deux grands ensembles phytogéographiques ont été pris en compte. D'une part le massif du Sud, considéré dans 3 acceptions différentes (le massif du Sud, au Sud d'une ligne

TABLEAU 6 : Répartition géographique concernant les 2 grands ensembles définis, et portant sur 503 espèces du domaine ultrabasique.

Sud = Au sud d'une ligne Thio-Bouloupari.
Ext. E = Sud + extension côte Est jusqu'à Monéo.
Ext. O = Sud + extension Est + côte Ouest.
NO = De l'île Pott au massif du Boulinda.

		ESPÈCES UNIQUEMENT LOCALISÉES À :				ESPÈCES COMMUNES AUX 2 ENSEMBLES
Familles	Total	Sud	Ext. E	Ext. O	NO	
Acanthacées	3	0	0	0	3	0
Apocynacées	51	13	0	3	7	28
Balanopacées	4	1	1	1	0	1
Burséracées	2	1	0	1	0	0
Chrysobalanacées	5	1	0	0	3	1
Cypéracées	30	8	1	0	1	20
Dilléniacées	19	9	3	2	2	3
Elaeocarpacées	17	3	2	4	3	5
Epacridacées	16	7	1	1	1	6
Euphorbiacées *	36	15	1	2	9	9
Fagacées	4	2	0	0	1	1
Flacourtiacées	31	8	1	5	8	9
Lauracées	23	6	2	4	4	7
Mimosacées	8	2	0	1	2	3
Monimiacées	2	1	0	0	0	1
Oncothécacées	2	1	0	1	0	0
Orchidacées	31	12	2	5	1	11
Palmiers	12	6	1	2	2	1
Protéacées	28	9	4	3	2	10
Santalacées	7	3	1	1	0	2
Sapotacées	50	19	2	0	7	22
Solanacées	2	0	0	0	2	0
Strasburgériacées	1	1	0	0	0	0
Wintéracées	8	1	1	0	2	4
Xyridacées	3	3	0	0	0	0
Gymnospermes	26	12	3	4	0	7
Myrtacées						
Arillastrum	1	0	1	0	0	0
Callistemon	6	3	0	0	1	2
Melaleuca	2	2	0	0	0	0
Metrosideros	7	3	0	0	0	4
Rhodamnia	1	1	0	0	0	0
Tristaniopsis	11	8	0	0	1	2
Xanthostemon	17	8	0	0	6	3
Rutacées						
Oxanthera	5	1	0	0	4	0
Boronia	1	0	0	0	1	0
Sarcomelicope	2	1	0	0	0	1
Medicosma	15	1	3	1	8	2
Rubiacées						
Bikkia	10	3	1	0	4	2
Tarenna	4	1	1	0	0	2
TOTAL	503	176	32	41	85	169

* Moins le genre *Phyllanthus*.

Bouloupari-Thio, le massif du Sud et son extension sur la Côte Est jusqu'à Monéo, le massif du Sud avec son extension Est, ainsi que les massifs péridotitiques isolés qui le prolongent sur sa partie Ouest (Mt Do, Table Unio, Mé Ori, Mé Maoya). D'autre part, l'ensemble des massifs de la partie Nord Ouest du Territoire, des Iles Belep au massif du Boulinda.

Sur les 503 espèces prises en compte, 334 (soit environ les 2/3) ont une répartition limitée à un des deux grands ensembles considérés et 169 (environ le tiers) ont une distribution plus large. 176 espèces (soit 35 %) sont strictement localisées au Sud de la ligne Thio-Bouloupari. Ce total est porté à 208 espèces (41 % du total inventorié) si l'on ajoute les espèces pouvant se trouver aussi dans l'extension Est du massif et à 249 (49 %) si l'on ajoute les espèces pouvant se rencontrer au Mt Do, à Table Unio, au Mé Ori et au Mé Maoya.

Les espèces limitées aux massifs du Nord Ouest sont au nombre de 85 soit 17 % des espèces inventoriées.

Parmi les 169 espèces ayant une distribution plus large, certaines sont uniformément réparties sur l'ensemble du domaine ultrabasique, d'autres ont une aire de distribution nettement disjointe (cf. Tableau 7).

TABLEAU 7 : Espèces exclusives des roches ultrabasiques présentant une aire de distribution disjointe.

ESPÈCES	LOCALITÉS
Apocynacées	
Alyxia spathulata Guillaumin	Iles des Pins (Sud)/Yandé (Nord)
Neisosperma thiolleri (Montr.) Boit.	Koghis (Sud)/Ile Art
Araucariacées	
Araucaria bernieri Buchholz	Sud/Nord Ouest
A. luxurians (Brongn. & Gris) Laubenf.	Sud/Kouaoua/Poya
Burséracées	
Canarium oleiferum Baillon	Sud/Nord Ouest
Chrysobalanacées	
Hunga mackeeana Prance	Vallée de la Lembi (Sud)/Nord Ouest
Cupressacées	
Libocedrus austrocaledonica Brongn. & Gris	Extrême Sud/Paéoua
Neocallitropsis pancheri (Carrière) Laubenf.	Sud/Paéoua
Dilléniacées	
Hibbertia heterotricha Bureau ex Guillaumin	Sud/Boulinda-Paéoua
H. trachyphylla Schltr.	Sud/Koniambo
Elaeocarpacées	
Elaeocarpus leratii Schltr.	Sud/Kaala
Sloanea haplopoda (Guillaumin) A. C. Smith	Extrême Sud/Kouaoua
Euphorbiacées	
Bocquillonia spicata Baillon	Sud/Tiébaghi
Neoguillauminia cleopatra (Baillon) Croizat	Sud/Dent de Poya/Kouaoua
Flacourtiacées	
Xylosma nervosum Guillaumin	Sud/Tiébaghi
X. pininsulare Guillaumin	Ile des Pins/Ouatilou
Lauracées	
Litsea humboldtiana Guillaumin	Humboldt/Tiébaghi
L. pentaflora Guillaumin	Mont Mi/Gomen
L. ripidion Guillaumin	Sud/Tiébaghi

Espèces	Localités
Myrtacées	
Xanthostemon gugerlii Merr.	Canala/Kouaoua/Tanlé
X. velutinum J. Wyndham Dawson	Sud/Kaala
Oléacées	
Jasminum artense Montr.	Yaté/Nord Ouest
Osmanthus cymosus (Guillaumin) P. Green	Tiébaghi/Mont Mi
O. monticolus (Schltr.) Knobl.	Sud/Paéoua
Orchidacées	
Acianthus ageridantennatus Hallé	Prony/Kaala
A. tenellus Schltr.	Sud/Tiébaghi
Dendrobium sarcochilus Finet	Sud/Nord Ouest
Protéacées	
Beauprea pancheri Brongn. & Gris	Sud/Paéoua
Kermadecia pronyensis (Guillaumin) Guillaumin	Prony Sud/Boulinda-Kopeto
Stenocarpus gracilis Brongn. & Gris	Sud/Yandé (Extrême Nord)
Sapotacées	
Leptostylis micrantha Beauv.	Ile des Pins/Kopeto/Ile Art
Planchonella kuebiniensis Aubrév.	Sud/Me Maoya
Sphénostémonacées	
Sphenostemon balansae Baillon	Sud/Boulinda

Un nombre relativement important d'espèces est localisé à un seul massif voire à quelques stations. La liste de ces espèces, donnée dans le Tableau 8, montre qu'elles appartiennent aussi bien à des groupes primitifs (Gymnospermes, Wintéracées, Palmiers, Pandanacées...) qu'à des groupes plus évolués et dont la Nouvelle-Calédonie fut un centre de diversification secondaire récent (*Xanthostemon, Metrosideros, Medicosma...*).

Tableau 8 : Espèces à distribution restreinte sur roches ultrabasiques.

Espèces	Localités
Acanthacées	
Graptophyllum ophiolithicum Heine	Taom
Hemigraphis neocaledonica Heine	Nehoué
Apocynacées	
Neisosperma sevenetii (Boit.) Boit.	Tiébaghi
Ochrosia bodenheimarum Guillaumin	Tontouta
Rauvolfia sevenetii Boit.	Port Boisé
Asclépiadacées	
Leichardtia ericoides (Schltr.) Bullock	Kouakoué, Extrême Sud
Balanopacées	
Balanops balansae Baillon	Nekando, Kouakoué, Mont Mou
B. microstachya Baillon	Canala
Burséracées	
Canarium whitei Guillaumin	Extrême Sud
Capparacées	
Oceanopapaver neocaledonicum Guillaumin	Voh, Tinip

Espèces	Localités
Casuarinacées	
Gymnostoma leucodon (Poisson) L. Johnson	Extrême Sud
Célastracées	
Elaeodendron gomenense Virot	Voh, Gomen
Maytenus bupleuroides (Guillaumin) Loes.	Yaté
Menepetalum pachystimoides Loes.	Boulinda, Me Maoya
Césalpiniacées	
Storckiella sp.	Tontouta
Chrysobalanacées	
Hunga cordata Prance	Voh
Composées	
Brachycome neocaledonica Guillaumin	Koniambo, Katepahié
B. sarasinii Däniker	Kaala, Taom
Cunoniacées	
Cunonia alticola Guillaumin	Mont Mou
C. pseudoverticillata Guillaumin	Montagne des Sources
C. rotundifolia Däniker	Humboldt, Kouakoué
C. schinziana Däniker	Humboldt, Sindoa
Pancheria hirsuta Vieill. ex Pampan.	Extrême Sud
P. multijuga Guillaumin	Sud (altitude)
P. robusta Guillaumin	Sud (altitude)
Cypéracées	
Actinoschoenus filiformis (Thunb.) Benth.	Tiébaghi
Baumea veillonis Raynal	Mois de Mai, Rivière Bleue
Chorizandra sp.	Plaine des Lacs
Costularia chamaedendron (Guillaumin) Kük.	Kouaoua, Houaïlou
Dilléniacées	
Hibbertia nana Däniker	Sud (altitude)
H. rubescens Vieill. ex Guillaumin	Taom
H. tontoutensis Guillaumin	Tontouta, Plaine des Lacs
H. sp. A	Plaine des Lacs
H. sp. B	Plaine des Lacs
H. sp. C	Ouinné
H. sp. D	Comboui
H. sp. E	Boulinda
Elaeocarpacées	
Dubouzetia guillauminii Virot	Sud (altitude)
Epacridacées	
Dracophyllum alticola Däniker	Sud (altitude)
D. cosmelioides Pancher ex Oliver	Extrême Sud
Styphelia enervia (Guillaumin) Sleumer	Humboldt, Tontouta
S. violaceo-spicata (Guillaumin) McPherson	Kaala
Euphorbiacées	
Alphandia resinosa Baillon	Ile Art
Austrobuxus montis-do Airy Shaw	Mont Do
Baloghia pininsularis Guillaumin	Ile des Pins
Bocquillonia castaneifolia Guillaumin	Tiébaghi
Cleidion lochmios McPherson	Tiéa, Voh
Fagacées	
Nothofagus discoidea (Baum.-Bodenh.) Steenis	Extrême Sud
Flacourtiacées	
Casearia coriifolia Lescot & Sleumer	Mont Do

Espèces	Localités
C. kaalense Lescot & Sleumer	Kaala
Homalium juxtapositum Sleumer	Voh, Katepahié
H. mathieuanum (Vieill.) Briq.	Tiébaghi, Art
H. rubrocostatum Sleumer	Kopeto
Lasiochlamys pseudocoriacea Sleumer	Me Ou
Xylosma boulindae Sleumer	Boulinda
X. cappilipes Guillaumin	Yaté
X. inaequinervium Sleumer	Paéoua
X. kaalense Sleumer	Kaala
X. peltatum (Sleumer) Lescot	Yaté
X. tuberculatum Sleumer	Paéoua
Gesnériacées	
Coronanthera squamata Virot	Extrême Sud
Goodéniacées	
Scaevola coccinea Däniker	Tontouta
Lauracées	
Cryptocarya longifolia Kosterm.	Canala
Litsea ovalis Kosterm.	Koniambo
L. paouensis Guillaumin	Paoué
L. stenophylla Guillaumin	Dumbéa
Loganiacées	
Logania imbricata (Guillaumin) Steenis & Leenh.	Sud (altitude)
Méliacées	
Dysoxylum minutiflorum C. DC.	Extrême Sud
Mimosacées	
Serianthes germainii Guillaumin	Ile des Pins
S. petitiana Guillaumin	Extrême Sud
Monimiacées	
Hedycarya baudouinii Baillon	Sud
Moracées	
Ficus dzumacensis Guillaumin	Sud
F. nitidifolia Bureau	Sud
Myrsinacées	
Rapanea grandifolia S. Moore	Extrême Sud, Kouakoué
Myrtacées	
Cloezia deplanchei Brongn. & Gris	Extrême Sud
C. streptophylla (Guillaumin), *comb. ined.*	Extrême Sud
Cupheanthus microphyllus Guillaumin	Tontouta
Eugenia myrtopsidoides Guillaumin	Montagne des Sources
Melaleuca brongniartii Däniker	Extrême Sud
M. gnidioides Brongn. & Gris	Extrême Sud
Metrosideros dolichandra Schltr. ex Guillaumin	Dzumac, Mont Mou
M. tetrasticha Guillaumin	Sud (altitude)
Tristaniopsis jaffrei J. Wyndham Dawson	Koniambo
T. lucida J. Wyndham Dawson	Rivière Bleue
T. macphersonii J. Wyndham Dawson	Yaté, Prony
T. yateensis J. Wyndham Dawson	Yaté
Xanthostemon aurantiacum (Brongn. & Gris) Schltr.	Extrême Sud
X. francii Guillaumin	Tontouta
X. macrophyllum Pampan.	Thio
X. myrtifolium (Brongn. & Gris) Pampan.	Extrême Sud

Espèces	Localités
X. sebertii Guillaumin	Prony
X. sulfureum Guillaumin	Extrême Sud
Oléacées	
Jasminum linearifolium Guillaumin	Tiébaghi, Poum
Osmanthus crassifolius Guillaumin	Sud (altitude)
Oncothécacées	
Oncotheca macrocarpa McPherson, Morat & Veillon	Extrême Sud, Humboldt, Poya
Orchidacées	
Acianthus bracteatus Rendle	Mont Mou
A. macroglossus Schltr.	Paita
A. tenuilabris Schltr.	Extrême Sud
A. uvarius Hallé	Ninga, Yaté
Megastylis paradoxa (Kränzlin) Hallé	Humboldt
Palmiers	
Actinokentia hurlimannii H. Moore	Humboldt
Basselinia humboldtiana (Brongn.) H. Moore	Sud (altitude)
B. porphyrea H. Moore	Sud (altitude)
B. vestita H. Moore	Mé Ori
Brongnartikentia vaginata (Brongn.) Becc.	Extrême Sud
Pritchardiopsis jeanneneyi Becc.	Extrême Sud
Pandanacées	
Pandanus decastigma Stone	Kouakoué
P. lacuum St. John ex Stone	Yaté
P. verecundus Stone	Port Boisé
Papilionacées	
Desmodium kaalense Guillaumin	Kaala, Tinip
Pittosporacées	
Pittosporum artense Guillaumin	Belep
P. koghiense Guillaumin	Dzumac, Koghis
Protéacées	
Beauprea balansae Brongn. & Gris	Canala, Negropo
B. penariensis Guillaumin	Sud, Thio
Macadamia angustifolia Virot	Tiébaghi
Stenocarpus villosus Brongn. & Gris	Canala, Negropo
Rhizophoracées	
Crossostylis sebertii Brongn. & Gris	Sud
Rubiacées	
Cyclophyllum balansae (Baillon), *comb. ined.*	Dzumac, Tontouta
C. francii Guillaumin	Extrême Sud
Tarenna verticillata Jérémie	Kouaoua, Poro
Rutacées	
Boronia koniamboensis Däniker	Koniambo
Medicosma articulata T. Hartley	Povila
M. congesta T. Hartley	Paéoua
M. diversifolia T. Hartley	Moneo
M. emarginata T. Hartley	Boulinda
M. exigua T. Hartley	Siounda
M. gracilis T. Hartley	Mehoué
M. latifolia T. Hartley	Hô
M. obliqua T. Hartley	Sarramea
M. parvifolia T. Hartley	Tontouta

Espèces	Localités
M. petiolaris T. Hartley	Tiea
M. suberosa T. Hartley	Baraoua
M. tahafeana T. Hartley	Voh
Sarcomelicope glauca T. Hartley	Ile des Pins
Zieria chevalieri Virot	Voh
Santalacées	
Exocarpos spathulatus Schltr. & Pilger	Plaine des Lacs
Sapindacées	
Cossinia trifoliata (Baillon) Radlk.	Tinip, Paagoumène
Sapotacées	
Beccariella brevipedicellata (P. Royen) Aubrév.	Ile des Pins
Leptostylis gatopensis Guillaumin	Koniambo, Katepahié
L. goroensis Aubrév.	Goro
L. longiflora Benth.	Koniambo, Katepahié
L. petiolata Vink	Ile des Pins
Planchonella koumaciensis Aubrév.	Tiébaghi
Saxifragacées	
Quintinia oreophila (Schltr.) Schltr.	Sud (altitude)
Solanacées	
Solanum vaccinioides Schltr.	Voh, Koniambo
Verbénacées	
Oxera crassifolia Virot	Sud (altitude)
O. glandulosa Vieill.	Extrême Sud
O. gmelinoides S. Moore	Comboui
Vitex evoluta Däniker	Koumac, Tiébaghi, Poum
Wintéracées	
Zygogynum cristatum Vink	Me Ori
Z. tieghemii Vink	Tiébaghi
Gymnospermes	
Araucaria humboldtensis J. Buchholz	Sud (altitude)
A. nemorosa Laubenf.	Port Boisé
Callitris neocaledonica Dummer	Sud (altitude)
C. sulcata (Parl.) Schltr.	Comboui, Tontouta
Dacrydium guillauminii J. Buchholz	Plaine des Lacs
Libocedrus chevalieri J. Buchholz	Sud (altitude)
Nageia minor Carrière	Plaine des Lacs
Podocarpus decumbens N. Gray	Montagne des Sources

Si on limite le recensement à l'ensemble des 503 espèces prises en compte précédemment, on dénombre 106 espèces (soit 20 %) à distribution étroitement localisée.

Il est intéressant de signaler aussi l'existence d'espèces à aire disjointe représentées à la fois sur les roches ultrabasiques dans la moitié Sud du Territoire et sur roches métamorphiques dans la chaîne du Nord Ouest de Hienghène à Pouébo. Une liste de ces espèces est donnée dans le Tableau 9.

TABLEAU 9 : Espèces présentant une distribution disjointe sur substrats différents.

ESPÈCES	ROCHES ULTRABASIQUES	AUTRES SUBSTRATS
Apocynacées		
Parsonsia laxiflora Guillaumin	Nord-Ouest	Koumac (calcaire) ; Baaba
Balanopacées		
Balanops pachyphylla Baillon ex Guillaumin	Sud-Centre	Panié
Cypéracées		
Costularia sylvestris Raynal	Sud	Nakada-Tao
Gymnospermes		
Acmopyle pancheri (Brongn. & Gris) Pilger	Sud-Centre Ouest	Panié-Colnett
Araucaria subulata Vieill.	Sud-Centre	Ignambi
Libocedrus yateensis Guillaumin	Sud	Povila-Roche Ouaïeme
Parasitaxus ustus (Vieill.) Laubenf.	Sud-Centre Ouest	Nord-Est
Podocarpus lucienii Laubenf.	Sud	Panié
P. polyspermus Laubenf.	Me Maoya-Paéoua	Moindip
Myrtacées		
Metrosideros porphyrea Schltr. ex Guillaumin	Sud	Tonine-Ouaïeme-Cantaloupaï
Orchidacées		
Acianthus confusus Guillaumin	Sud-Mé Jéjéhari-Négropo	Balade
Cryptostylis arachnites (Blume) Hassk.	Sud	Nord Est
Dendrobium sarcochilus Finet	Sud	Pouebo
D. verruciferum Reichb. f.	Sud	Golone (schistes)
Earina floripecten Kränzlin	Sud-Est-N. Ouest	Balade
Erythrodes oxyglossa Schltr.	Mont Mou-Koghis	Nord-Est
Liparis disepala Reichb. f.	Ile des Pins-Sud	Tchamba-Amos
L. laxa Schltr.	Sud-Nord-Ouest	Amos
L. phalacrocorax Hallé	Koné-Taom-Kaala	Dogny-Paompai
L. zosterops Hallé	Mé Ori	Inèdète-Ouaïeme
Megastylis montana (Schltr.) Schltr.	Sud	Panié-Cantaloupaï
Spathoglottis unguiculata (Labill.) Reichb. f.	Ile des Pins-Extr. Sud	Loyauté-Pouébo
Pandanacées		
Pandanus bernardii St. John	Sud	Mandjélia
Papilionacées		
Ormocarpum sennoides A. DC. (non endémique)	Nord-Ouest	Magenta-Beaupré
Rubiacées		
Plectronia paradoxa Virot	Sud	N.O. et Arama
Psychotria microglossa (Baillon) Guillaumin	Sud	Tiwaka-Ouégoa
Rutacées		
Geijera balansae (Baillon) Schinz & Guillaumin	Port Boisé-Belep	Loyauté
Wintéracées		
Zygogynum pancheri (Baillon) Vink	Extrême Sud	Pembaï
Z. schlechteri (Guillaumin) Vink	Sud	Tao

DISCUSSION

CHANGEMENT DE LA FLORE AU COURS DU TERTIAIRE

L'examen des composantes actuelles de la Flore et des conditions de milieu réalisées sur roches ultrabasiques permet de mieux cerner les changements floristiques intervenus en Nouvelle-Calédonie au cours du Tertiaire.

Disparition d'un certain nombre d'espèces de la Flore Eocène

Bien que le recouvrement par les péridotites se soit fait de manière excessivement lente et ait probablement épargné certains îlots forestiers de la Chaîne du Nord Est, il est évident qu'étant donné le caractère particulier des sols, un certain nombre d'espèces de la flore primitive en majorité forestière non préadaptées aux nouvelles conditions édaphiques ont disparu. Ainsi s'explique (Morat et al., 1984) la moins grande richesse de la flore forestière sur roches ultrabasiques par rapport à celle située sur autres substrats. Devant la rareté des données paléobotaniques (Avias, 1968 ; Salard, 1968) il n'est pas possible toutefois d'évaluer l'importance du phénomène. On peut cependant raisonnablement supposer que la plus grande partie des familles et des genres monospécifiques de la flore actuelle représente des taxons appauvris par le recouvrement péridotitique à la fin de l'Eocène.

Différenciation d'une flore des roches ultrabasiques à partir de la flore pré-existante

1. Installation des espèces héliophiles et apparition des maquis climaciques, forêts sclérophylles, rivulaires et végétation marécageuse.

La Flore néo-calédonienne Eocène était principalement forestière mais de nombreuses espèces héliophiles (essentiellement rupicoles, rivulaires ou marécageuses) occupaient toutefois des sites exposés (crêtes rocheusess et zones hydromorphes ensoleillées).

Dans la mesure où certaines d'entre elles étaient préadaptées aux nouvelles conditions si spéciales existantes sur péridotites (dispositifs physiologiques efficaces pour l'absorption sélective, l'exclusion ou l'accumulation des éléments minéraux) (Jaffré, 1980), elles ont pu s'installer d'emblée dans les nouveaux biotopes impropres au développement des autres végétaux.

C'est évidemment parmi les espèces (ou leurs ancêtres) appartenant aux genres rencontrés de nos jours essentiellement ou exclusivement dans les formations climaciques ouvertes sur ce nouveau substrat (maquis hydromorphes de la Plaine des Lacs, maquis drainés des crêtes rocheuses d'altitude ou des bas de versants secs hypermagnésiens situés à l'Ouest du Boulinda, Kopéto et Tiébaghi) à savoir : *Oceanopapaver* (Capparacées), *Peripterygia* (Célastracées),

Platyspermation (Escalloniacées), *Longetia, Myricanthe* (Euphorbiacées), *Solmsia* (Thyméléacées), *Acridocarpus* (Malpighiacées), *Myrtastrum, Rhodamnia, Callistemon, Cloezia, Uromyrtus* (Myrtacées), *Beaupreopsis, Garnieria, Grevillea* (Protéacées), *Normandia* (Rubiacées), *Corbassona* (Sapotacées), *Costularia, Schoenus* (Cypéracées), *Greslania* (Graminées), *Styphelia* (Epacridacées), *Hibbertia* (Dilléniacées) que ces pionniers doivent être recherchés.

2. Installation des espèces forestières (forêts denses sur roches ultrabasiques).

Au fur et à mesure de l'avancée des péridotites, phénomène long et progressif, la pédogenèse favorisait dans certains cas, sur ce nouveau substrat géologique, la formation de sols très évolués, pauvres et acides (sols ferrallitiques ferritiques fortement désaturés), très similaires à ceux existant sur schistes, ce qui allait permettre l'implantation directe de toutes les espèces forestières éocènes depuis longtemps adaptées à ces particularités. Ces espèces pionnières ou leurs descendants constituent aujourd'hui une part importante de la flore des forêts denses humides sur sols désaturés. Parmi elles figurent à l'évidence de nombreuses Gymnospermes (Podocarpacées, Cupressacées, Araucariacées), Myrtacées, Sapotacées, Protéacées, toutes ces familles s'étant révélées en Nouvelle-Calédonie (Jaffré, 1980) posséder bon nombre d'espèces faibles consommatrices d'éléments nutritifs.

Il est probable que les représentants des familles forestières endémiques mono ou bispécifiques (Strasburgériacées, Oncothécacées, Paracryphiacées) ainsi que les espèces des genres endémiques monospécifiques en Nouvelle-Calédonie, *Pseudopanax, Pseudosciadium* (Araliacées), *Cocconerion, Neoguillauminia* (Euphorbiacées), *Gastrolepis* (Icacinacées), *Canacomyrica* (Myricacées), *Arillastrum* (Myrtacées), *Campecarpus, Clinosperma, Pritchardiopsis* (Palmiers) sont les survivants de taxons appauvris s'étant adaptés d'emblée au domaine ultrabasique et disparus ou presque (Paracryphiacées) ailleurs.

En ce qui concerne les espèces associées aujourd'hui aux sols peu évolués d'érosion dont les systèmes racinaires sont directement en contact avec le cortex d'altération de la roche, riche en Ni et en Mg, les péridotites ont eu un rôle extrêmement sélectif car à la pauvreté en éléments nutritifs se superposent les phénomènes de toxicité dus aux excès de Ni ou de Mg. Seules les espèces à la fois frugales et douées de capacités de résistance ou de tolérance à l'égard des teneurs excessives en ces deux éléments ont pu s'implanter dans ce milieu particulier et coloniser les biotopes disponibles. A cette catégorie appartiennent précisément de nombreuses espèces forestières des genres *Homalium, Xylosma, Geissois, Hybanthus*, bien connus pour leur capacité à tolérer des teneurs élevées de Ni dans leurs tissus (Jaffré, 1980).

Comme la Nouvelle-Calédonie se trouvait depuis le Trias et sans doute la fin du Jurassique (Raven & Axelrod, 1974; Paris, 1981) éloignée de toutes terres émergées, ce qui limite la possibilité d'apport extérieur post-Eocène d'espèces forestières et qu'il est peu vraisemblable qu'il y ait eu une différenciation de taxa de rang supérieur au genre depuis l'Eocène, il est probable que la très grande majorité des familles forestières actuellement présentes sur roches ultrabasiques sont d'origine Eocène ou plus anciennes.

Le recouvrement péridotitique de plus en plus important a obligé un certain nombre d'espèces ou de populations d'espèces existant primitivement ailleurs à se retrouver obligatoirement confinées au seul domaine ultrabasique, voire même pour certaines d'entre elles uniquement au Grand massif du Sud au sein duquel l'endémisme édaphique se confond

avec un endémisme géographique. En effet bon nombre de taxons y existants sont davantage tributaires de l'altitude et de la forte pluviosité que du facteur pédologique. Ceci se trouve confirmé par l'existence de tout un lot d'espèces à répartition restreinte, limitées à un seul massif ou portion de massif (aires relictes) ou à répartition disjointe (recolonisations postérieures), à la fois présentes dans le massif péridotitique du Sud et dans la chaîne du Mont Panié sur substrat schisteux (cf. Tableau 8 et 9). Précisément plusieurs Gymnospermes paléoendémiques : *Acmopyle pancheri* (Brongn. & Gris) Pilger, *Libocedrus yateensis* Guillaumin, *Parasitaxus ustus* (Vieill.) Laubenf., *Podocarpus lucienii* Laubenf., sont dans ce cas.

Différenciation d'espèces nouvelles

L'impossibilité pour beaucoup d'espèces de s'installer sur les substrats issus des péridotites a eu pour corollaire une diminution de la concurrence vitale et donc de créer des espaces floristiquement vides, propices à une spéciation active par radiation adaptative à partir des adaptations réussies, issues du fonds floristique ancien (diversification secondaire).

La Flore néoendémique des roches ultrabasiques qui en a résulté est largement représentée dans les maquis miniers sur sols hypermagnésiens à pH basique. Toutes ces espèces impitoyablement sélectionnées par un milieu extrême sont, comme leurs parents forestiers, très spécialisées, à la fois adaptées à la pauvreté du sol (espèces frugales et espèces disposant de mécanismes d'absorption sélective très efficaces) mais également dans bien des cas à une toxicité en Ni ou Mn (espèces dotées de mécanismes de résistance ou de tolérance).

On conçoit que le phénomène de spéciation a été particulièrement actif au sein de groupes caractérisés par leur sclérophyllie et de ce fait préadaptés (Beadle, 1966) aux conditions de vie sur sols pauvres. C'est le cas de nombreux genres répartis dans plusieurs familles : *Callistemon, Xanthostemon, Metrosideros, Tristaniopsis, Eugenia* (Myrtacées), *Codia, Pancheria, Cunonia* (Cunoniacées), *Styphelia, Dracophyllum* (Epacridacées), *Stenocarpus, Grevillea* (Protéacées), *Alyxia* (Apocynacées), *Medicosma, Myrtopsis* (Rutacées), *Hibbertia* (Dilléniacées), *Gymnostoma* (Casuarinacées), *Argophyllum* (Escalloniacées), *Exocarpos* (Santalacées), *Costularia* (Cypéracées).

La spéciation engendrée par les péridotites a aussi produit une flore toxicorésistante comprenant d'une part des espèces capables de limiter la pénétration du Ni ou du Mn dans leurs tissus (cas d'une fraction importante des espèces sclérophylles appartenant aux groupes précédemment cités) et d'autre part un nombre plus limité d'espèces tolérant des concentrations anormalement élevées de certains métaux lourds dans leurs tissus. Appartiennent à ce groupe les espèces hypermanganésophores (Jaffré, 1977, 1979) des genres *Maytenus, Alyxia, Grevillea, Macadamia*, et des espèces hypernickelophores (Jaffré & Schmid, 1974) des genres *Sebertia* (*S. acuminata* Pierre & Baillon), *Psychotria* (*P. douarrei* (Beauv.) Däniker), *Baloghia* (*B. alternifolia* Baillon), ainsi que *Hybanthus, Homalium, Xylosma, Geissois, Phyllanthus.*

Rôle conservateur

Le rôle conservateur d'espèces anciennes et archaïques dévolu d'une manière générale aux forêts denses humides qui constituent des milieux confinés propices au développement des espèces peu compétitives a joué en Nouvelle-Calédonie quel que soit leur substrat. Toutefois sur roches ultrabasiques ce rôle ne s'exerce que depuis un temps limité (40 millions d'années) et

seulement sur la fraction de la flore forestière Eocène ayant pu coloniser ces nouveaux substrats. Aussi comprend-on, et ceci a été souligné par MORAT et al. (1984) qu'à l'heure actuelle les forêts sur roches ultrabasiques apparaissent à l'examen floristiquement moins riches que les forêts sur autres substrats. La spéciation post-Eocène et le rôle protecteur n'ont pas encore compensé numériquement l'appauvrissement initial.

Ce rôle conservateur a par contre joué pleinement dans les milieux ouverts sur roches ultrabasiques, la compétition interspécifique étant, dans ces milieux excessivement pauvres, très favorable aux espèces faibles consommatrices d'éléments nutritifs.

Ainsi conçoit-on que certaines Gymnospermes (*Neocallitropsis pancheri* (Carrière) Laubenf., *Nageia minor* Carrière, *Dacrydium guillauminii* Buchholz, *Podocarpus gnidioides* Carrière, *Libocedrus chevalieri* Buchholz) soient localisées au domaine ultrabasique qui leur a fourni en plus des conditions d'éclairement et d'humidité très avantageuses à leur faible compétitivité interspécifique.

Pour l'ensemble de la Flore ultrabasique le rôle conservateur du substrat a fonctionné à une époque plus récente. Il a constitué une barrière écologique efficace contre l'invasion d'espèces allochtones pantropicales qui ailleurs ont été très compétitives et envahissantes. On les retrouve en grande abondance dans la flore des formations secondaires en Nouvelle-Calédonie.

DISJONCTION DANS LA RÉPARTITION DES ESPÈCES

Les roches ultrabasiques occupent actuellement 1/3 de la surface du Territoire; elles sont réparties en plusieurs massifs séparés qui sont les témoins d'un feuillet ultrabasique primitivement continu qui a recouvert la quasi-totalité de l'Ile (GUILLON & ROUTHIER, 1971).

Le compartimentage ultérieur du manteau péridotitique a entraîné la disjonction des aires de répartition de beaucoup d'espèces. La difficulté d'échanges génétiques entre populations d'une même espèce, la plupart du temps barochore, qui en a résulté a favorisé la différenciation de taxons distincts dont les nombreuses espèces ou sous-espèces microendémiques sont les preuves actuelles.

CONCLUSION

Le recensement de la Flore actuelle du domaine ultrabasique — et sa comparaison avec la Flore du reste de l'Archipel — témoigne d'une richesse et d'une originalité contribuant dans une proportion supérieure à l'importance des surfaces occupées, à la richesse et à l'originalité de la Flore actuelle de l'Archipel.

Bien que ne présentant pas une aussi forte concentration d'espèces archaïques que les forêts ombrophiles sur roches différentes, la végétation des roches ultrabasiques n'en contient pas moins un lot important d'espèces primitives notamment chez les Gymnospermes (Araucariacées, Podocarpacées, Cupressacées). Ces espèces, en raison d'un grégarisme fréquent et d'un port particulier, confèrent à bien des paysages végétaux sur roches ultrabasiques, un caractère frappant et original.

Les roches ultrabasiques qui ont entraîné l'extinction d'un certain nombre d'espèces dont il est difficile d'évaluer l'importance, ont par la suite, contribué à l'enrichissement et à la diversification des groupes préadaptés à la vie sur sols pauvres et parfois toxiques : espèces résistantes aux anomalies minérales du sol et espèces tolérantes aux concentrations anormales en certains métaux lourds dans leurs tissus.

Si ces dernières restent relativement peu nombreuses et n'influent pas de manière significative sur la Flore du Territoire, il n'en va pas de même des espèces résistantes à la pauvreté et au déséquilibre minéral du sol. Ainsi les espèces sclérophylles et toxicorésistantes des maquis miniers, par le nombre de leurs représentants et leur abondance dans certains groupements végétaux, contribuent-elles à donner une importance accrue à certaines familles (Myrtacées, Cunoniacées, Epacridacées, Protéacées, Dilléniacées...).

La mise en place des péridotites à la fin de l'Eocène, si elle n'a pas semble-t-il radicalement changé la Flore de la Nouvelle-Calédonie, le fonds floristique ancien imprimant à la Flore actuelle ses caractères essentiels, n'en a pas moins contribué par le déclenchement de phénomènes de sélection et de diversification sélective, à orienter une nouvelle évolution en réponse à des contraintes écologiques tout à fait nouvelles et particulièrement sévères.

BIBLIOGRAPHIE

AVIAS, J., 1968. — Mise en place géologique et conditions de gisement des restes de végétaux fossiles de la Nouvelle-Calédonie. *In* SALARD, M., Contribution à la connaissance de la flore fossile de la Nouvelle-Calédonie. *Palaeontographia*, Abt B, 124 : 2-8.

BEADLE, N. C. W., 1966. — Soil phosphate and its role in molding segments of the Australian flora and vegetation with special reference to xeromorphy and sclerophylly. *Ecology* 47 (6) : 992-1007.

DAWSON, J. W., 1984. — New species of New Caledonian Tristaniopsis Brongn. & Gris (Myrtaceae) and comments on others species. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., sect. B, *Adansonia* 7 (2) : 177-193.

DUVIGNEAUD, P., 1966. — Note sur la biogéochimie des serpentines du Sud-Ouest de la France. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 99 : 271-329.

GUILLON, J. H., 1975. — Les massifs péridotitiques de Nouvelle-Calédonie. *Mémoire O.R.S.T.O.M.* 76, 120 p.

GUILLON, J. H. & ROUTHIER, P., 1971. — Les stades d'évolution et de mise en place des massifs ultrabasiques de Nouvelle-Calédonie. *Bull. du B.R.G.M.*, 2e sér., sect. IV (2) : 5-38.

HARTLEY, T. G., 1985. — A revision of the genus Medicosma (Rutaceae). *Austr. J. Bot.* 33 : 27-64.

HARTLEY, T. G., 1986. — Three new species of Sarcomelicope (Rutaceae) from New Caledonia (with a new key to the species of the genus). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., sect. B, *Adansonia* 8 (2) : 183-189.

JAFFRÉ, T., 1976. — Composition chimique et conditions de l'alimentation minérale des plantes sur roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Biologie, vol. XI (1) : 53-63.

JAFFRÉ, T., 1977. — Accumulation du manganèse par des espèces associées aux terrains ultrabasiques de Nouvelle-Calédonie. *C. R. Acad. Sc. Paris*, sér. D, 284 : 1573-1575.

JAFFRÉ, T., 1979. — Accumulation du manganèse par les Protéacées de Nouvelle-Calédonie. *C. R. Acad. Sc. Paris*, sér. D, 289 : 425-428.

JAFFRÉ, T., 1980. — Étude écologique du peuplement végétal des sols dérivés de roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie. *Coll. Trav. et Doc. de l'O.R.S.T.O.M.*, n° 124, 274 p.

JAFFRÉ, T. & SCHMID, M., 1974. — Accumulation du nickel par une Rubiacée de Nouvelle-Calédonie : Psychotria douarrei (Beauv.) Däniker. *C. R. Acad. Sc. Paris*, sér. D, 278 : 1727-1730.

LATHAM, M., 1975. — Les sols d'un massif de roches ultrabasiques de Nouvelle-Calédonie : le Boulinda. Les sols à accumulation ferrugineuse relative. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Pédol., vol. XIII, 2 : 159-172.

LATHAM, M., 1986. — Altération et Pédogenèse sur roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie. *Coll. Études et Thèse de l'O.R.S.T.O.M.*, Paris.

MACKEE, H. S., 1985. — Les plantes introduites en Nouvelle-Calédonie. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances*, vol. hors série, 159 p.

MCPHERSON, G., 1985. — Scagea a new genus of Euphorbiaceae from New Caledonia. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., sect. B, *Adansonia* 7 (3) : 247-250.

MORAT, PH., VEILLON, J.-M. & MACKEE, H. S., 1984. — Floristic relationships of New Caledonian rain forest Phanerogams. *In Biogeography of the Tropical Pacific*, Edit. RADOVSKY, RAVEN & SOHMER. Association of Systematics Collections and Bernice P. Bishop Museum, Honolulu, sp. Public., n° 72 : 71-128.

MORAT, PH., JAFFRÉ, T., VEILLON, J.-M. & MACKEE, H. S., 1986. — Affinités floristiques et considérations sur l'origine des maquis miniers de la Nouvelle-Calédonie. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., sect. B, *Adansonia* 8 (2) : 133-182.

PARIS, J. P., 1981. — *Géologie de la Nouvelle-Calédonie. Un essai de synthèse*. Orléans, B.R.G.M., 278 p.

PROCTOR, J. & WOODELL, S. R. J., 1975. — The ecology of serpentine soils. *Adv. Ecol. Res.* 9 : 255-366.

RAVEN, P. H. & AXELROD, D. I., 1974. — Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 61 : 539-673.

SALARD, M., 1968. — Contribution à la connaissance de la flore fossile de la Nouvelle-Calédonie. *Palaeontographica*, Abt. B, 124 : 8-44, 18 pl.

STONE, B., 1985. — New and Note worthy paleotropical species of Rubiaceae. *Proceeding of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 137 : 213-228.

TRESCASES, J. J., 1969. — Premières observations sur l'altération des Péridotites en Nouvelle-Calédonie. Pédologie, Géochimie, Géomorphologie. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Géologie, 1 (1) : 27-57.

TRESCASES, J. J., 1975. — L'évolution géochimique supergène des roches ultrabasiques en zone tropicale. *Mémoire O.R.S.T.O.M.*, n° 78, 259 p.

VINK, W., 1985. — The Winteraceae of the old world. V. Exospermum links Bubbia to Zygogynum. *Blumea* 31 : 39-55.

VIROT, R., 1956. — La végétation canaque. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. B, 7, Botanique : 1-398.

WHITTAKER, R. H., WALKER, R. B. & KRUCKEBERG, A. R., 1954. — The ecology of serpentine soils. *Ecology* 35 (2) : 258-287.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 393-397.

Studies in the *Cunoniaceae*
IV. Further notes on New Caledonian *Acsmithia*

R. D. HOOGLAND

Summary : The identity of *Acsmithia densiflora* (Brongn. & Gris) Hoogl. is re-examined. Two new species, formerly referred here, are described : *A. collina* Hoogl. and *A. meridionalis* Hoogl.

Résumé : L'identité d'*Acsmithia densiflora* (Brongn. & Gris) Hoogl. est reconsidérée. Deux espèces nouvelles, auparavant rattachées à cette espèce, sont décrites : *A. collina* Hoogl. et *A. meridionalis* Hoogl.

Ruurd D. Hoogland, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

The careful re-examination of the type collection of *Spiraeanthemum densiflorum* Brongn. & Gris in connection with the preparation of the account of the *Cunoniaceae* for the Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances has compelled me to apply the name *Acsmithia densiflora* (Brongn. & Gris) Hoogl. to a species different from the one to which I applied it in my earlier paper (HOOGLAND, 1979).

In the infructescences of *Vieillard 566*, the type of *Spiraeanthemum densiflorum*, the follicles have all lost their seeds and consequently offer no indication of the number of ovules in each carpel. Some old flowers are present, however, and permit to establish the number of ovules per carpel as 4(-6), and not one as I had tacitly accepted in 1979. The type specimens do not have any terminal buds and the presence or absence of hairs on these can thus not be established. On the basis of its ovule number the species has to be compared with *A. undulata* (Vieill.) Hoogl. and *A. laxiflora* Hoogl.

Recent collections referable to these species include a number of specimens with pedicel and sepals distinctly less hairy than in typical *A. undulata*, thus intermediate between this species and *A. laxiflora*. The type of *Spiraeanthemum densiflorum* fits in with these collections and consequently the following synonymy is established :

Acsmithia densiflora (Brongn. & Gris) Hoogl.

Blumea 25 : 496 (1979), as to basionym only.
— *Spiraeanthemum densiflorum* BRONGN. & GRIS, Bull. Soc. Bot. France 9 : 74 (1862). Type : *Vieillard 566*, Balade, 1855-60 (holo-, P; iso-, P).
— *Spiraeanthemum undulatum* VIEILL., Bull. Soc. Linn. Normandie 9 : 342 (1865). Type : *Vieillard*

2078 (lecto-, chosen here, P ex CN; iso-, A, B, BM, CANB, FI, G, GH, K, L, MEL, MO, NOU, NSW, NY, P, UC, W, Z).
— *Acsmithia undulata* (VIEILL.) HOOGL., Blumea 25 : 501 (1979).
— *Acsmithia laxiflora* HOOGL., Blumea 25 : 498 (1979). Type : *Hürlimann 1783* (holo-, Z; iso-, A, NY, P).

This species is found in northeastern New Caledonia, generally on schists or grauwackes, rarely on ultrabasic rocks (Fig. 1).

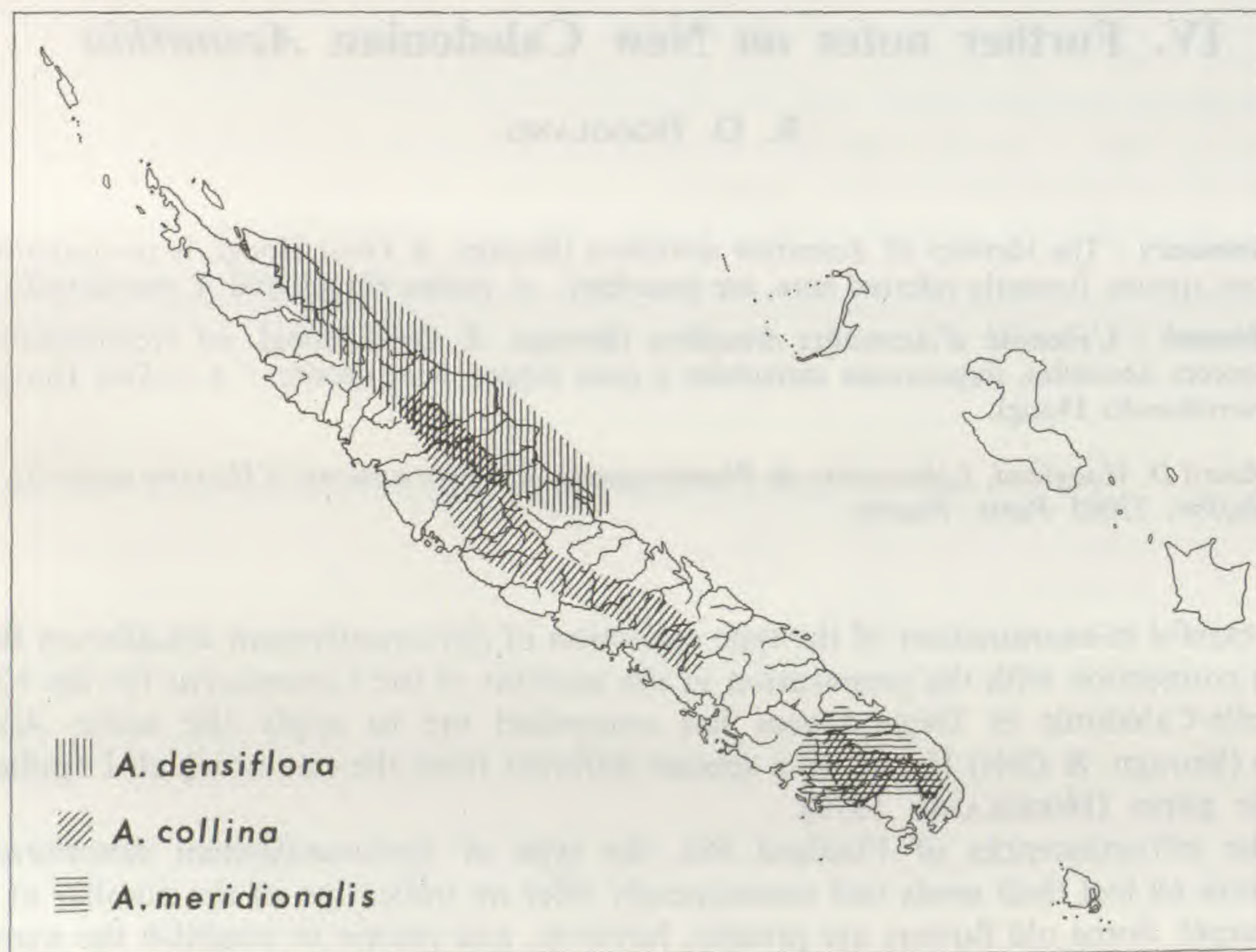


Fig. 1. — Distribution map of the three species of **Acsmithia** referred to.

The species referred to as "*Acsmithia densiflora*" in my 1979 paper is represented by numerous collections. In fact, it appears that two taxa are involved which are closely related but sufficiently distinct to be accepted as species. The following table lists the differences between these :

A. collina	*A. meridionalis*
Disk consisting of a number of ± free lobes alternating with the stamens, at most sometimes partly somewhat connate and then constituting a thin, interrupted ring.	Disk a thick ring, at most with a few interruptions above antisepalous stamens.
Style glabrous (or at most with a few hairs near the base, like those on the carpel).	Style in the lower third to half of the adaxial side with a narrow line of strigose hairs.
Follicles 1.5-2.2 mm long.	Follicles ca. (2-)2.5-3.5(-4) mm long.
Sepals 1.2-2.0 mm long.	Sepals (1.6-)1.9-2.3 mm long.



Fig. 2. — **Acsmithia collina** : **1**, flowering branch × 2/3 ; **2**, flower × 8 ; **3**, ovary × 8 ; **4**, fruit × 5. — **A. meridionalis** : **5**, flowering branch × 2/3 ; **6**, flower × 8 ; **7**, ovary × 8 ; **8**, fruit × 5. (1-3, *MacKee 29713* ; 4, *Balansa 2303* ; 5-7, *MacKee 42993* ; 8, *MacKee 41867*).

Acsmithia collina Hoogl., *sp. nov.* — Fig. 1 (map); 2, *1-4*.

Frutex vel arbor ramulis glabris, juvenilibus resinosis. Stipulae triangulari-lanceolatae, apice acuto, infra glabrae vel sparsim strigosae, resinosae. Folia 3-5 in verticillo, petiolata, elliptica vel elliptico-obovata, (4-)7-10(-13)-nervata, basi acuta decurrente, apice acuto, obtuso, vel rotundato, glabra, juvenilia resinosa. Inflorescentiae 30-175-florae, axillares. Sepala 1.2-2.0 mm longa, infra glabra. Stamina numero diplostemono vel nonnihil minore. Discus lobis liberis staminibus alternantibus vel quandoque intra stamen leviter conniventibus, tum annulum tenuem passim interruptum formantibus. Ovarium 3-5(-6) carpellis liberis, sparsim strigoso-hirsutis, uniovulatis, stylo glabro. Folliculi 1.5-2.2 mm longi.

Species carpellis uniovulatis, ramulis novellis glabris resinosis a A. densiflora *bene distincta; a* A. pedunculata *foliis manifeste petiolatis, a* A. meridionali *sepalis et folliculis minoribus, stylo glabro (vel interdum prope basin tantum strigoso), et foliis planioribus differt.*

TYPE : *MacKee 30809*, Mé Maoya, contrefort sud du Djiaouma, 800 m, 7 March 1976 (holo-, P; iso-, NOU (n.v.), P, and being distributed to CANB, L, MO, Z).

PARATYPES : *Balansa 2303*; *Bernardi 10436, 12434, 12720*; *Brinon 518*; *Guillaumin & Baumann-Bodenheim 10976, 11034, 11649, 11828, 12499*; *Hoff 165*; *Jaffré 1102*; *MacKee 4432, 14636, 15327, 20540, 25164, 26748, 26810, 27035, 29713, 30991, 41343, 42432, 42555, 42577*; *McPherson 3682*; *Musselman, Delzell & Rich 5222, 5397*; *Pancher s.n.*; *Schmid 148*; *Virot 588*.

Acsmithia collina occurs, like *A. meridionalis* but less commonly, in the southernmost part of New Caledonia, and also in the ranges of central New Caledonia, on ultrabasics, schists and grauwackes (Fig. 1).

Acsmithia meridionalis Hoogl., *sp. nov.* — Fig. 1 (map); 2, *5-8*.

Frutex vel arbor ramulis glabris, juvenilibus resinosis. Stipulae triangulari-lanceolatae, apice acuto, infra glabrae, resinosae. Folia 4(-5) in verticillo, petiolata, elliptica vel anguste elliptica, (5-)7-12(-15)-nervata, basi acuta decurrente, apice acuto, obtuso, vel rotundato, glabra, juvenilia resinosa. Inflorescentiae 30-75-florae, axillares. Sepala (1.6-)1.9-2.3 mm longa, infra glabra. Stamina numero diplostemono vel nonnihil minore. Discus annularis aliquanto crassus staminibus margine impressis, quandoque intra stamen interruptus. Ovarium (0-)3-5 carpellis liberis, sparsim strigoso-hirsutis, uniovulatis, styli dimidio inferiori adaxiali strigoso. Folliculi (2-)2.5-3.4(-4) mm longi.

Species carpellis uniovulatis, ramulis novellis glabris resinosis a A. densiflora *bene distincta; a* A. pedunculata *foliis manifeste petiolatis, a* A. collina *sepalis et folliculis majoribus, disco crasso ± annulari, styli dimidio inferiori adaxiali strigoso, et foliis frequenter plus minusve bullosis differt.*

TYPE : *MacKee 38821*, haute Yaté, Rivière Bleue, 150 m, 15 March 1981(holo-, P; iso-, NOU (n.v.), P, and being distributed to L, MO, Z).

PARATYPES : *Aubréville & Heine 48*; *Balansa 1083, 2300*; *Baudouin s.n.*; *Baumann-Bodenheim 13927, 14211, 14251, 14275, 14486, 14970*; *Bernardi 9497 bis, 12441*; *Blanchon 161, 628, 641*; *Brinon 592, 1249*; *Brousmiche s.n.*; *Buchholz 1549, 1755*; *Deplanche 382 bis*; *Dickison 220, 242*; *Franc 1761 A*; *Guillaumin 8410*; *Guillaumin & Baumann-Bodenheim 10707, 11374, 11428, 11533, 11546, 11822*; *Hoff 356, 360, 881*; *Hürlimann 488, 489, 1048*; *Jaffré 157, 216, 2478*; *MacKee 2063, 2326, 2638, 2683, 4473, 10117, 18557, 18561, 20231, 30674, 37225, 38771, 41867, 42518, 42993*; *McPherson 2430, 2435, 2513, 3650, 4437, 6453*; *Pancher s.n.*; *Schmid 1107, 4938, s.n.*; *Stauffer, Blanchon & Boulet 5797*; *Suprin 20, 1043*; *Thorne 28649*; *Uhe 871, 955*; *Veillon 89, 4303, 5992*; *Vieillard 566/575, 575*; *s. coll.* (Inst. Bot. de Caen); *s. coll.* (ex Herb. Mus. Par.).

A. meridionalis occurs in the southermost part of New Caledonia on ultrabasics (Fig. 1).

Further information on these species, including descriptions and full citation of the specimens studied, will be included in the forthcoming revision of the *Cunoniaceae* in the Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances.

REFERENCE

HOOGLAND, R. D., 1979. — Studies in the Cunoniaceae. II. The genera Caldcluvia, Pullea, Acsmithia, and Spiraeanthemum. *Blumea* 25 : 481-505.

Further information on these species including descriptions and full citation of the specimens studied, will be included in the forthcoming [illegible] de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances.

REFERENCES

[illegible]

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, nº 4 : 399-402.

L'identité de *Bonatia* Schltr. & Krause (*Rubiaceae*)

J. Jérémie

Résumé : *Bonatia* Schltr. & Krause (1908), décrit de la Nouvelle-Calédonie, est un synonyme de *Tarenna* Gaertn. (1788). Une nouvelle combinaison, *Tarenna hexamera* (Schltr. & Krause) Jérémie, est établie pour *T. leioloba* (Guillaumin) S. Moore (= *Chomelia leioloba* Guillaumin, 1915, *syn. nov.*).

Summary : *Bonatia* Schltr. & Krause (1908), described from New Caledonia, is a synonym of *Tarenna* Gaertn. (1788). A new combination, *Tarenna hexamera* (Schltr. & Krause) Jérémie, is made for *T. leioloba* (Guillaumin) S. Moore (= *Chomelia leioloba* Guillaumin, 1915, *syn. nov.*).

Joël Jérémie, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Le genre *Bonatia* Schltr. & Krause, renfermant l'unique espèce *B. hexamera*, a été créé en 1908 pour un spécimen *Franc 227* récolté en Nouvelle-Calédonie. Schlechter & Krause précisaient que *Bonatia* est proche du genre *Chomelia* L. (devenu *Tarenna* Gaertner) mais s'en distingue par le stigmate profondément bilobé et les ovules qui ne sont pas enchâssés dans le placenta. *Bonatia* a été conservé par Krause (1915), puis par Guillaumin (1930, 1948). Bridson & Robbrecht (1985), dans leur traitement de la tribu des *Pavetteae*, l'ont retenu avec doute, n'ayant pas pu examiner de matériel se rapportant à ce genre.

Il était effectivement difficile de prendre une décision définitive sur la réalité du genre *Bonatia*, car l'holotype a été détruit à Berlin et aucun isotype incontestable n'a pu être localisé dans les autres Institutions détenant des récoltes de Franc. Nous avons trouvé dans l'herbier de Paris un spécimen de Franc portant les mentions « *227 Rubiacées Pavetta opulina ?* » écrites par Franc lui-même. Cet échantillon a été vu par Guillaumin qui l'a déterminé « *Chomelia leioloba Guillaum. (même nº que Bonatia hexamera?)* ». Ainsi, Guillaumin émettait un doute en ce qui concerne l'identité de ce *Franc 227* et de l'échantillon d'après lequel Schlechter & Krause ont décrit le *Bonatia hexamera*. On sait que Franc attribuait parfois le même numéro à plusieurs récoltes qu'il considérait appartenir à la même espèce, mais aussi à des genres ou des familles différentes. Ainsi, deux autres spécimens *Franc 227*, conservés à Paris, sont des *Cunoniaceae* : l'un un *Codia*, l'autre un *Pancheria* (R. D. Hoogland, comm. pers.). Il est donc difficile d'affirmer de manière absolue que le « *227 Rubiacées Pavetta opulina ?* » est un type de *Bonatia hexamera*.

Malgré cela, cet échantillon de Franc, correspondant relativement bien à la description donnée par Schlechter & Krause et portant le même numéro que l'holotype, peut être

considéré, avec très peu de risques de se tromper, comme un représentant de *Bonatia hexamera*. Nous le choisissons donc comme néotype de cette espèce. Il est en outre comparable aux divers spécimens rapportés au *Tarenna leioloba* (Guillaumin) S. Moore (= *Chomelia leioloba* Guillaumin). Nous considérons donc que *Bonatia* Schltr. & Krause est synonyme de *Tarenna* Gaertn. (1788). L'épithète *hexamera* (1908) ayant la priorité sur *leioloba* (1915), il est alors nécessaire d'établir une nouvelle combinaison pour cette espèce.

Tarenna hexamera (Schltr. & Krause) Jérémie, *comb. nov.*

— *Bonatia hexamera* SCHLTR. & KRAUSE, Bot. Jahrb. Syst. 40, Beibl. 92 : 44 (1908). Néotype (désigné ici) : *Franc 227*, « Rubiacées Pavetta opulina ? », P!
— *Chomelia leioloba* GUILLAUMIN, Not. Syst. 3 : 164 (1915), *syn. nov.* Type : *Le Rat 745* (holo-, P!).
— *Tarenna leioloba* (GUILLAUMIN) S. MOORE, J. Linn. Soc., Bot. 45 : 328 (1921).

Arbuste de 1-3 m de hauteur. Jeunes rameaux pubescents ou pubérulents. Stipules soudées tout à fait à la base, longues de 5-12 mm, présentant une carène médiane, aiguës au sommet, glabres extérieurement, rapidement caduques. Feuilles à pétiole de 10-25(-30) mm de longueur; limbe de 6-16 × 2-7 cm, vert foncé brillant dessus, brun-roussâtre à sec; nervure médiane très proéminente dessous ainsi que les 10-16 paires de nervures secondaires; marge révolutée.

Inflorescences terminales, en panicules de 2-4 cm de longueur; pédoncules et pédicelles finement pubescents ou pubérulents; pédicelles de 3-10 mm de longueur. Fleurs blanches, odorantes. Calice à 5-6 dents triangulaires longues de 0,7-1 mm, ciliées intérieurement. Corolle : tube long d'env. 2 mm, glabre extérieurement, barbu intérieurement à la gorge; 5-6 lobes cochléariformes, à sommet arrondi ou rétus, de 4-5 × 2-2,5 mm, barbus intérieurement à la moitié inférieure dans la région médiane. 5-6 étamines insérées au sommet du tube de la corolle, à anthères de 3-3,5 mm et filets de 1,5-2 mm. Ovaire côtelé, finement pubescent ou pubérulent, biloculaire; chaque loge renferme (3-)5-10(-13) ovules enchâssés dans un placenta charnu et pelté; style de 7-8 mm de longueur, glabre ou avec un anneau de poils épars dans la région sub-basale, à massue stigmatique striée longue de 2,5-3,5 mm.

Fruit ovoïde, de 10-15 × 8-11 mm, à 5-6 côtes très saillantes, renfermant env. 15 graines de 4 × 2,5 × 2 mm; embryon droit, long d'env. 2 mm. — Fig. 1.

NÉOTYPE (désigné ici) : *Franc 227*, P!

SCHLECHTER & KRAUSE ont prétendu que le genre *Bonatia* se distingue de *Chomelia* par le stigmate profondément divisé en deux et les ovules non enchâssés dans le placenta. Tous les *Tarenna* de Nouvelle-Calédonie possèdent un style qui s'élargit en une massue stigmatique ± profondément divisée en deux lobes, le plus souvent accolés, parfois divergents aux extrémités. Ce caractère différentiel ne peut donc être retenu.

Dans le genre *Tarenna*, les ovules sont le plus souvent nettement enchâssés dans le tissu placentaire (toutes les espèces de Nouvelle-Calédonie), mais chez plusieurs autres espèces ils sont peu ou pratiquement pas enfoncés (BRIDSON, 1979, fig. 3). Le deuxième caractère différentiel noté par SCHLECHTER & KRAUSE ne peut donc pas non plus être pris en considération pour distinguer *Bonatia* de *Tarenna*. Chez *Tarenna hexamera* chaque placenta porte (3-)5-10(-13) ovules qui recouvrent presque entièrement la face externe et

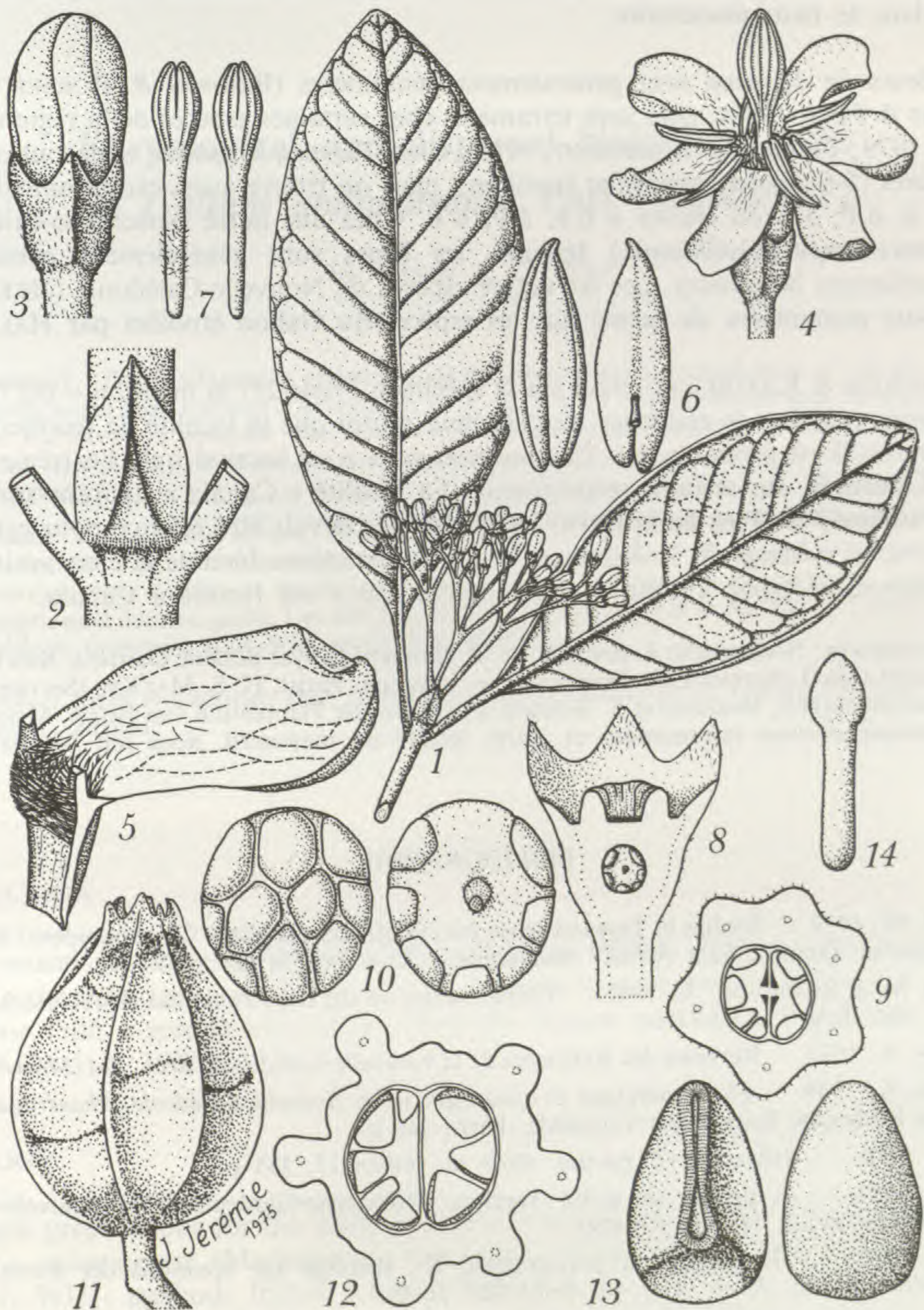


Fig. 1. — **Tarenna hexamera** (Schltr. & Krause) Jérémie : **1**, rameau florifère × 2/3 ; **2**, stipule, vue face externe × 2,7 ; **3**, bouton floral × 5,5 ; **4**, fleur à l'anthèse × 3,3 ; **5**, face interne d'un lobe de la corolle et portion du tube × 9 ; **6**, une étamine (recto et verso) × 10 ; **7**, styles × 4 ; **8**, coupe longitudinale du calice et de l'ovaire × 9,5 ; **9**, coupe transversale de l'ovaire × 15 ; **10**, un placenta (recto et verso) avec les ovules × 30 ; **11**, fruit × 2,7 ; **12**, coupe transversale d'un fruit × 3,3 ; **13**, graine (recto et verso) × 6,5 ; **14**, embryon × 13. (1, 2, *MacKee 14611* ; 3-10, *MacKee 20192* ; 11-14, *MacKee 12910* ; tous P).

peuvent paraître non enchâssés. En prélevant les ovules on constate qu'ils sont nettement enfoncés dans le tissu placentaire.

Les fleurs de *Tarenna* sont généralement pentamères (BRIDSON & ROBBRECHT, 1985; ROBBRECHT & PUFF, 1986); elles sont tétramères chez certaines espèces de la région malgache (BRIDSON, 1979; BRIDSON & ROBBRECHT, 1985). Chez *Tarenna hexamera* elles sont pentamères ou hexamères (5-6 sépales, pétales et étamines), mais on trouve aussi exceptionnellement des fleurs à 5 S, 6 P, 5 E ou encore à 6 S, 5 P, 6 E. Chez une autre espèce néo-calédonienne, *Tarenna microcarpa* (Guillaumin) Jérémie, les fleurs sont généralement pentamères et exceptionnellement hexamères. Les six autres espèces de Nouvelle-Calédonie (JÉRÉMIE, 1974) sont toujours pentamères, de même que les espèces du Gabon étudiées par HALLÉ (1970).

SCHLECHTER & KRAUSE ont relevé sur le spécimen *Franc 227* la mention « bei Nouméa », ce qui indique peut-être la résidence du collecteur plutôt que la localité de récolte (MACKEE, comm. pers. [1]). Il est probable que *Tarenna hexamera* n'est localisé qu'à l'extrême sud de la Nouvelle-Calédonie, sur terrains serpentineux. La localité « Canala » figurant sur l'une des parts de *Vieillard 778* (P ex herb. Caen) ne semble pas devoir être retenue pour cette espèce; cette part est un mélange de *T. hexamera* et de *T. verticillata* Jérémie et c'est vraisemblablement le rameau rapporté à cette dernière espèce qui a été récolté à Canala.

REMERCIEMENTS : Nous tenons à remercier D. M. BRIDSON (Royal Botanic Gardens, Kew), N. HALLÉ et R. D. HOOGLAND (Laboratoire de Phanérogamie, Muséum, Paris), H. S. MACKEE (Service des Forêts et du Patrimoine naturel, Nouméa) et E. ROBBRECHT (Nationale Plantentuin van België, Meise) qui nous ont communiqué diverses informations et, après lecture du manuscrit, nous ont fait part de leurs remarques.

BIBLIOGRAPHIE

BRIDSON, D. M., 1979. — Studies in Tarenna sensu lato (Rubiaceae subfam. Cinchonoideae) for part 2 of « Flora of Tropical East Africa : Rubiaceae ». *Kew Bull.* 34 (2) : 377-402.

BRIDSON, D. M. & ROBBRECHT, E., 1985. — Further notes on the tribe Pavetteae (Rubiaceae). *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 55 : 83-115.

GUILLAUMIN, A., 1930. — Révision des Rubiacées de la Nouvelle-Calédonie. *Arch. Bot. Mém.* 3 (5) : 1-48.

GUILLAUMIN, A., 1948. — *Flore analytique et synoptique de la Nouvelle-Calédonie. Phanérogames.* Office de la Recherche Scientifique Coloniale, Paris, 369 p.

HALLÉ, N., 1970. — Rubiacées (2e partie). *Flore du Gabon* 17, 335 p.

JÉRÉMIE, J., 1974. — A propos du genre Tarenna (Rubiaceae-Gardenieae) en Nouvelle-Calédonie. *Adansonia*, ser. 2, 14 (3) : 473-480.

KRAUSE, K., 1908. — Rubiaceae. *In* SCHLECHTER, R., Beiträge zur Kenntnis der Flora von Neu-Kaledonien. *Bot. Jahrb. Syst.* 40, Beibl. 92 : 36-45.

KRAUSE, K., 1915. — Rubiaceae. *In* ENGLER, A. & PRANTL, K., *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, Nachtr. IV zu IV.4 : 290-301.

ROBBRECHT, E. & PUFF, C., 1986. — A survey of the Gardenieae and related tribes (Rubiaceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 108 : 63-137.

1. H. S. MACKEE (*in litt.*) a, lui aussi, pressenti l'identité de *Bonatia* et de *Tarenna*.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, nº 4 : 403-405.

Karyological and dispersal biological notes on *Galium ankaratrense* Puff *(Rubiaceae)*

M. KIEHN & C. PUFF

Summary : The Madagascan endemic *Galium ankaratrense* is tetraploid (n = 18, 2n = 36). Its chromosome base number is unusual (x = 9; vs. x = 11, the dominant base number in *Galium* and *Rubiaceae* in general). The species exhibits geocarpy, a most uncommon situation in the genus. The affinity of *G. ankaratrense* to the East African alpine species *G. hochstetteri* is briefly discussed.

Résumé : *Galium ankaratrense*, espèce endémique de Madagascar, est tétraploïde (n = 18, 2n = 36). Son nombre chromosomique de base est remarquable (x = 9; vs. x = 11, nombre de base dominant chez *Galium* et les *Rubiaceae* en général). L'espèce est géocarpique, ce qui est très exceptionnel dans ce genre. Les affinités entre *G. ankaratrense* et *G. hochstetteri*, espèce alpine de l'Afrique orientale, sont brièvement discutées.

Michael Kiehn et Christian Puff, Institute of Botany, University of Vienna, Rennweg 14, A-1030 Vienna, Austria.

INTRODUCTION

A botanical collecting expedition to Madagascar in 1985 (C. P.) provided the opportunity to study in the field and to obtain preserved material and chromosome fixations of *Galium ankaratrense* Puff, a species only known from the highest part of the Ankaratra mountains (PUFF & MANTELL, 1982).

KARYOLOGY

Feulgen preparations for the study of both mitoses and meioses were made from flower buds of *G. ankaratrense* (Madagascar, Ankaratra, slopes below Tsiafajavona, *Puff et al. 850826-2/1*, WU); methods follow KIEHN (1985).

The chromosome number is n = 18 and 2n = 36 respectively (Fig. 1). Thus the tetraploidy of the species, postulated by PUFF & MANTELL (1982) on account of the relatively large average pollen diameters, is confirmed. Meioses take place in buds less than 1 mm long; no meiotic disturbances were observed. The meiotic chromosomes are very small, measuring only about 0.5 µm (metaphase I).

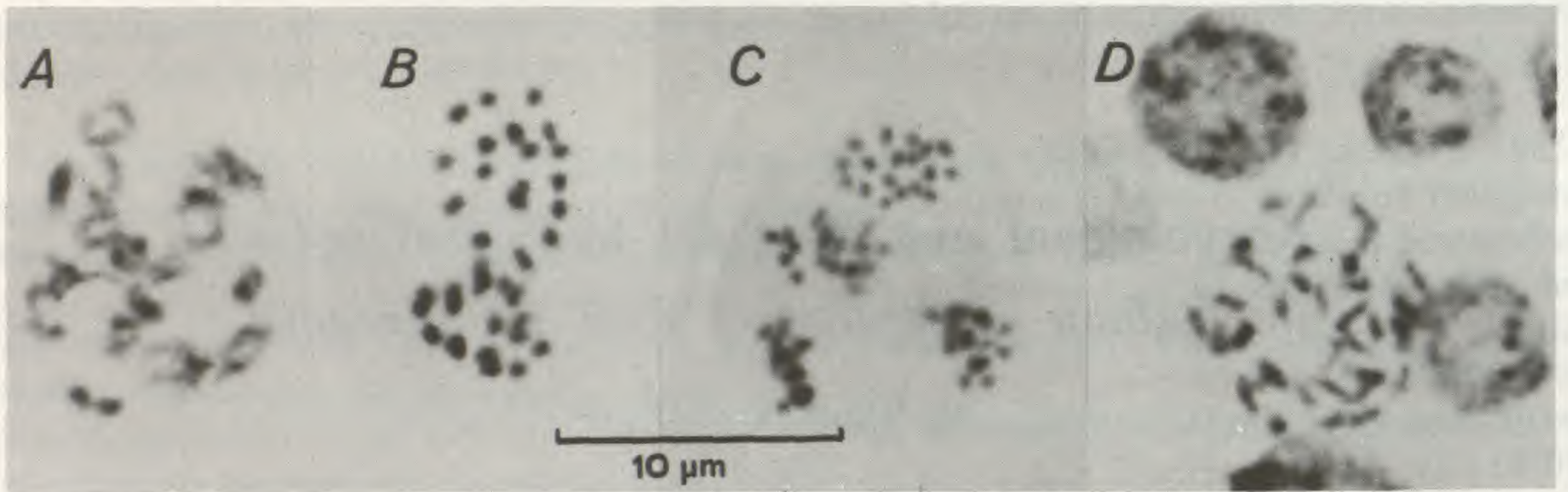


Fig. 1. — Chromosomes of **Galium ankaratrense** : **A-C**, n = 18, meiosis pollen-mother-cells; A, prophase; B, metaphase I; C, metaphase II; **D**, 2n = 36, mitosis (prometaphase) young flower bud tissue; dark stained nuclei in interphase.

DISPERSAL BIOLOGY

The species always forms dense mats or cushions which are mostly found in relatively moist, sheltered places such as the base of rocks or around large clumps of grasses or sedges. Analyses of such mats or clumps show that they are formed by entangled shoots of numerous plants, representing different age generations. This growth form comes about in the following manner : Apparently after fertilization, the pedicels of the developing fruits start to elongate; by the time the fruits are mature they are up to ca. 40 mm long and have thickened considerably (Fig. 2; pedicels of flowers are ca. 1 mm long!). The elongating pedicels push the developing fruits into the loose ground below, so that the mature fruits are entirely underground. The fruits/mericarps will start germinating in the following growth period from below the original (perennial) "mother" plants, giving rise to an even denser mat or cushion, now consisting of the branched shoots of the mother plant and the "new" plants. In a number of years, such mats or cushions will consist of several "generations" of shoots (or plants). *G. ankaratrense*, therefore, very clearly exhibits *geocarpy*, a most uncommon (or unique?) situation in the genus.

DISCUSSION

The chromosome base number of x = 9 is very unusual in *Galium* (the dominant base number in the genus — and in the majority of the *Rubiaceae* — is x = 11). The base number of x = 9 in African *Galium* species is only documented for *G. hochstetteri* and for *G. ruwenzoriense* (HEDBERG & HEDBERG, 1977), but *exact* counts even for these taxa are not known ("2n = ca. 36" and "2n = ca. 36, ca. 38, 38-42" respectively). Nevertheless, the apparently derived base number of x = 9 could support the presumed relationships between *G. ankaratrense* and the afroalpine *G. hochstetteri* (cf. PUFF & MANTELL, 1982), although the unusual geocarpy in *G. ankaratrense* (definitely absent in *G. hochstetteri*, field obs. C. P.!) seems to exclude the likelihood of a very close alliance.

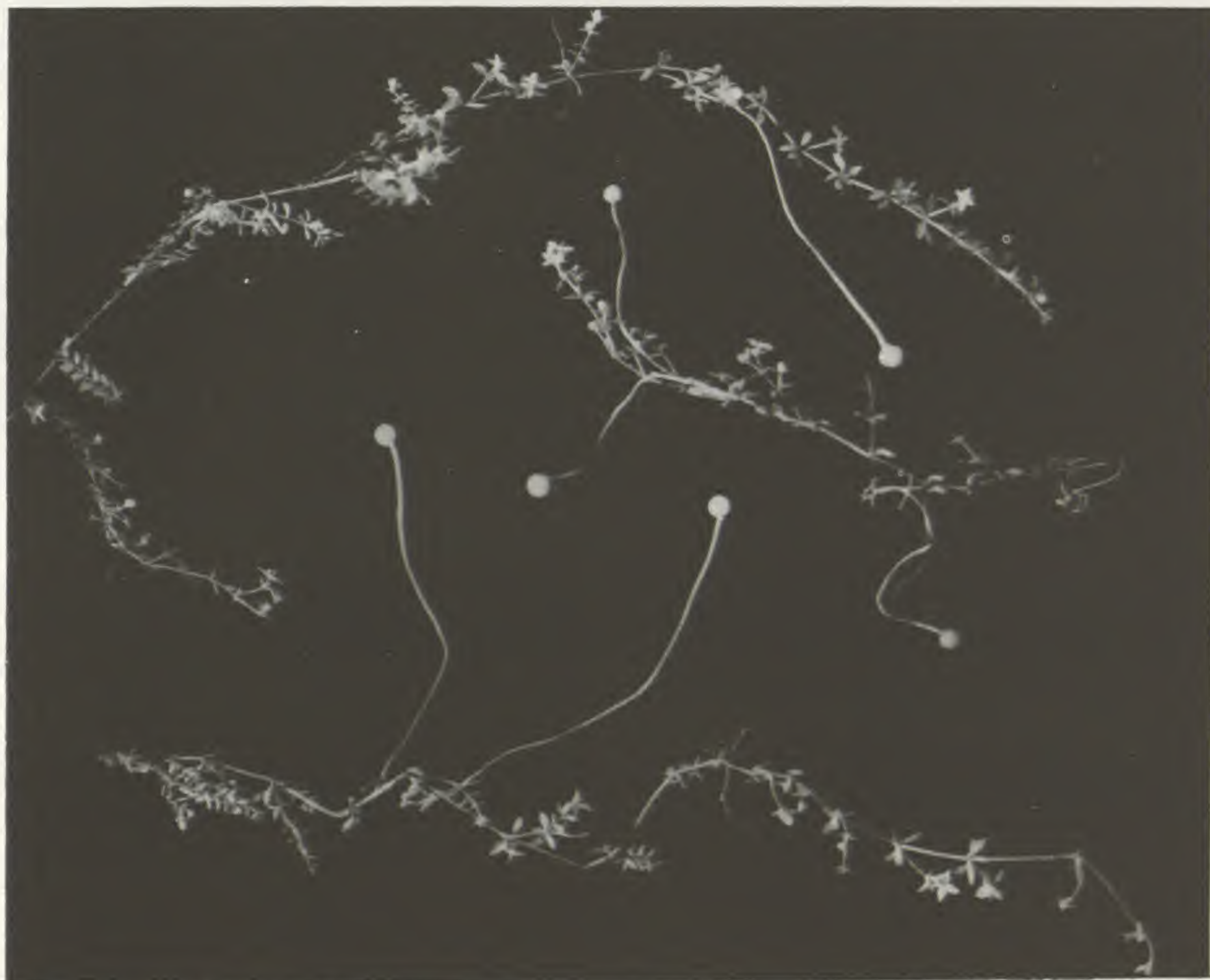


Fig. 2. — Flowering and fruiting shoots of **Galium ankaratrense** (from colour transparency PUFF MAD-2023 = *Puff et al. 850826-2/1*) × 1.

REFERENCES

HEDBERG, I. & HEDBERG, O., 1977. — Chromosome numbers of afroalpine and afromontane angiosperms. *Bot. Not.* 130 : 1-24.

KIEHN, M., 1985. — Karyosystematische Untersuchungen an Rubiaceae : Chromosomenzählungen aus Afrika, Madagaskar und Mauritius. *Pl. Syst. Evol.* 149 : 89-118.

PUFF, C. & MANTELL, D. E., 1982. — Revision and affinities of Galium (Rubiaceae) in Madagascar. *Pl. Syst. Evol.* 140 : 57-73.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., 9, 1987,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 407-440.

Révision des genres *Atractylis, Carlina* et *Chamaeleon* (*Compositae, Cardueae*) au Maroc

D. P. PETIT

Résumé : Ce travail présente une clé de détermination détaillée de l'ensemble des espèces appartenant aux genres *Atractylis, Carlina* et *Chamaeleon* au Maroc. Pour chacune des 19 espèces, le nom correct est indiqué, ainsi que les synonymes, le type quand il est connu, la répartition et l'amplitude bioclimatique au Maroc. Une iconographie originale accompagne le texte. Un taxon nouveau est décrit : *Atractylis prolifera* var. *sulfurea* Petit, *var. nov.* Les combinaisons nouvelles suivantes sont proposées : *Chamaeleon macrophyllus* var. *incanus* (Maire) Petit, *comb. nov., Carlina brachylepis* var. *lanigera* (Faure & Maire) Petit, *comb. nov.* et *Atractylis babelii* var. *monodii* (Arènes) Petit, *comb. nov.*

Summary : In this paper, a detailed key to the moroccan species of *Atractylis, Carlina* and *Chamaeleon* is given. For each of the 19 species, the correct name, synonymy, type when traced, distribution and bioclimatology in Morocco are provided together with an original iconography. A new taxon is described : *Atractylis prolifera* var. *sulfurea* Petit, *var. nov.* The following new combinations are made : *Chamaeleon macrophyllus* var. *incanus* (Maire) Petit, *comb. nov., Carlina brachylepis* var. *lanigera* (Faure & Maire) Petit, *comb. nov.* and *Atractylis babelii* var. *monodii* (Arènes) Petit, *comb. nov.*

Daniel Pierre Petit, Groupe CASA, Cité Pommier, F_2 104, 53100 Mayenne, France.

Au sein des *Carlineae*, les genres *Atractylis, Carlina* et *Chamaeleon* sont caractérisés par la présence d'un involucre supplémentaire, les pièces latérales des bractées du réceptacle libres et les particularités des akènes indiquées en appendice de ce travail. Depuis la parution du Catalogue des plantes du Maroc (JAHANDIEZ & MAIRE, 1934; EMBERGER & MAIRE, 1941), plusieurs publications concernant la systématique de ces 3 genres ont vu le jour : ARÈNES (1953), MEUSEL (1968), MEUSEL & KASTNER (1972, 1977), DITTRICH (1985) et PETIT (1987*a* et *b*). Le but de cet article est de faire le point des connaissances actuelles sur la taxinomie, la nomenclature, la répartition et l'écologie des 19 espèces présentes au Maroc.

La clé détaillée est conçue de manière à permettre la détermination des espèces à la fois sur le terrain et sur du matériel d'herbier. En effet, comme de nombreuses *Cardueae*, ces plantes ont la particularité de conserver un appareil végétatif aérien en bon état après la floraison. L'utilisation de caractères faisant intervenir le port, les bractées et le mode de soudure des soies du pappus est praticable quelle que soit la saison, ce qui est précieux pour l'écologue. Une clé analytique par les caractères des akènes est fournie en appendice.

La distribution des espèces présentée ici est très incomplète, les moyens pour prospecter le pays nous faisant cruellement défaut. Les données sont le résultat de la compilation de 3 sources d'information :

— Herbiers : Institut de botanique de Montpellier (MPU) : *herb. Maire, herb. Sauvage* et *herb. Mathez*.
Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (P).
Institut Scientifique de Rabat (RAB).

Les récoltes des prospecteurs suivants sont rarement numérotées : BALANSA, MARDOCHÉE, BALL, GRANT, SALZMANN, IBRAHIM, SCHOUSBOE, POMEL, FAURE, HUMBERT, SENNEN, EMBERGER, MAIRE. Leurs échantillons d'herbier ne seront pas noté *s.n.* (sans numéro) dans cette révision.

— Bibliographie : Catalogue des plantes du Maroc (noté Cat. en abrégé).
Flore des Hamada sud marocaines (GUINET & SAUVAGE, 1954 : FHsm).
Flore des Subéraies marocaines (SAUVAGE, 1961 : FSm).
Petite Flore des régions arides du Maroc occidental (NÈGRE, 1962 : PFra).
Catalogue des végétaux vasculaires de la province de Tarfaya (MATHEZ & SAUVAGE, 1974 : Cat.p.T.).

— Collectes et observations personnelles (notées DPE) auxquelles s'ajoutent celles effectuées par nos amis M. SÉGUIGNES et F. CUZIN.

Les localités inventoriées ont été regroupées selon les 19 divisions définies par SAUVAGE & VINDT (1952), voir Figure 2.

L'amplitude bioclimatique des espèces est déterminée à partir des données de SAUVAGE (1963). Les bioclimagrammes sont dessinés lorsque les informations disponibles sont suffisantes, ce qui a rarement été le cas. Les aires bioclimatiques des espèces sont construites sur le climagramme pluviothermique d'Emberger-Sauvage. En abscisse est donné le paramètre m et en ordonnée le coefficient Q_2 d'Emberger.

m = moyenne des minimums du mois le plus froid, exprimée en degrés centigrades.

$$Q_2 = \frac{1000\ P}{\frac{M + m}{2}(M - m)}$$

avec P = moyenne annuelle des précipitations en mm;
M = moyenne des maximums du mois le plus chaud;
m = moyenne des minimums du mois le plus froid.

Dans cette expression, M et m sont exprimés en Kelvins.

L'ensemble des données servira de base à la rédaction de la Flore pratique du Maroc, ouvrage entrepris par le Laboratoire de Taxinomie et Ecologie végétales de l'Institut Scientifique de Rabat et le Laboratoire de Systématique et Ecologie méditerranéennes de l'Institut Botanique de Montpellier (FENNANE et al., 1986).

CLÉ GÉNÉRALE DES GENRES *Atractylis, Carlina* ET *Chamaeleon*

Dans la mesure où les plantes récoltées sur le terrain ont rarement des fleurs et des fruits en même temps, nous avons préféré étoffer les clés de détermination au détriment des descriptions des espèces, au risque d'en alourdir le maniement. Les dimensions du diamètre des capitules ne prennent pas en compte les bractées; les mesures des feuilles incluent les épines.

1. Pappus formé de soies libres jusqu'à la base ou presque : soit une vingtaine sur 1 rang, soit 50-60 sur 2 à 3 rangs. Corolle lisse, non plissée (Fig. 1, *g*). Caudicules des anthères voisines soudées. Trichome des akènes constitué par des poils filamenteux et des poils de Nobbe[1]. Floraison printanière . . . . *Atractylis*

1. Les poils filamenteux sont unicellulaires, très allongés, fins et flexueux; ils n'existent que chez les *Atractylis*. Les poils de Nobbe sont tricellulaires : une cellule courte à paroi épaisse surmontée par une cellule allongée; une autre cellule allongée est soudée à celle-ci sur toute sa longueur (*Carlina, Chamaeleon*) ou sur la moitié seulement (*Atractylis*). — Fig. 1, *b* et *c*.

1'. Pappus formé de 10 phalanges de 3 à 13 soies. Corolle lisse ou plissée transversalement. Trichome des akènes constitué de poils de Nobbe exclusivement. Floraison estivale à automnale.

2. Bractées de l'involucre interne imbriquées sur 6-8 rangs au moins, atténuées en pointes et plus ou moins tachées de pourpre à l'extrémité, les plus internes étant plus courtes que les fleurons. Phalanges de 9-11 soies (Fig. 1, *d*) sur 2 rangs, les externes étant portées par un pied plus long que les internes. Corolles non plissées. Anthères à caudicules libres et appendice terminal tronqué au sommet. Capitules de 4-7 cm de diamètre, à fleurons rose pourpre. *Chamaeleon*

2'. Bractées de l'involucre interne formées de 2-3 rangs de bractées courtes atténuées en pointe et de 1-2 rangs plus internes encore de bractées rayonnantes qui dépassent les fleurons (sur les individus secs, la partie distale de ces bractées rayonnantes peut être cassée). Phalanges de 3-13 soies sur 1 rang. Corolles plissées transversalement à maturité (Fig. 1, *h*). Anthères à caudicules soudées et appendice en ogive étroite au sommet. Capitules de 1-3,5 cm de diamètre, à fleurons de couleurs variées .... *Carlina*

Les caractères portant sur les bractées du réceptacle (eubractées) n'ont pas été pris en compte dans la clé, leur observation étant peu commode. Pour un complément d'information, consulter MEUSEL & KOHLER (1960), PETIT (1987) et KRUSE (1987).

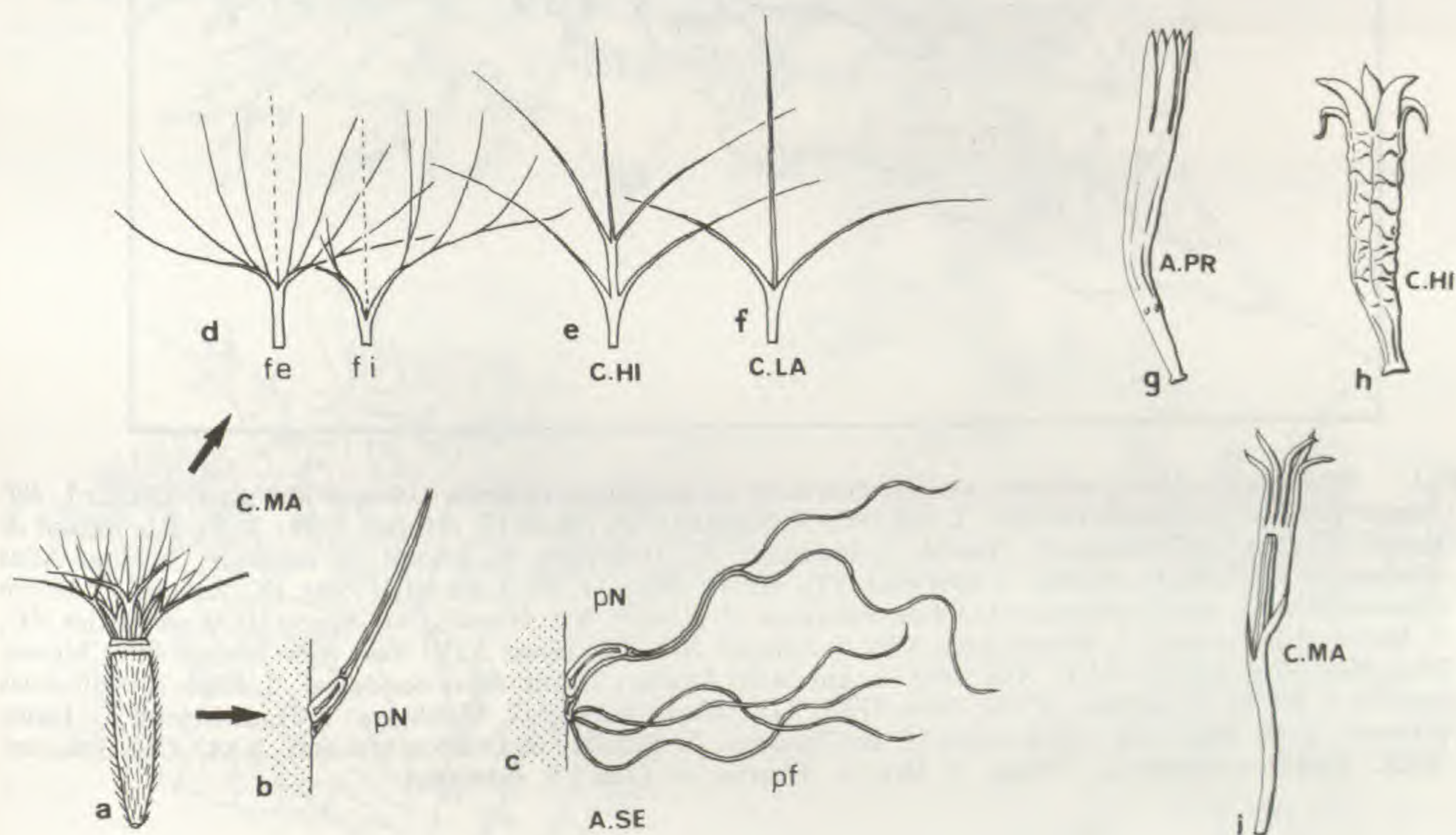


Fig. 1. — Détails des akènes et des corolles : **a**, akène de *Chamaeleon macrophyllus* var. *incanus*; le pappus, dont seule la base des faisceaux est représentée, est ici désolidarisé du corps de l'akène; **b**, poil de Nobbe vu en microscopie optique (pN); la plage en pointillés symbolise la paroi du corps de l'akène; **c**, poil de Nobbe (pN) et poils filamenteux (pf) chez *Atractylis serratuloides*; **d**, faisceaux des soies externe (fe) et interne (fi) chez *Chamaeleon macrophyllus* var. *incanus*; la ligne en tiretés indique une soie médiane soudée intérieurement au pied du faisceau; **e**, faisceau de soies chez *Carlina hispanica*; **f**, faisceau de soies chez *Carlina lanata*. (Dans toutes les figures, les barbes ornant les soies (plumeuses) du pappus ne sont pas représentées). **g**, fleuron central chez *Atractylis prolifera* (anthères et stigmates non représentés); **h**, fleuron de *Carlina hispanica* (anthères et stigmates non représentés); **i**, fleuron périphérique mâle chez *Chamaeleon macrophyllus* var. *incanus*. — Abréviations des noms d'espèces : C.MA = *Chamaeleon macrophyllus* var. *incanus*; C.HI = *Carlina hispanica*; C.LA = *Carlina lanata*; A.SE = *Atractylis serratuloides*; A.PR = *Atractylis prolifera*.

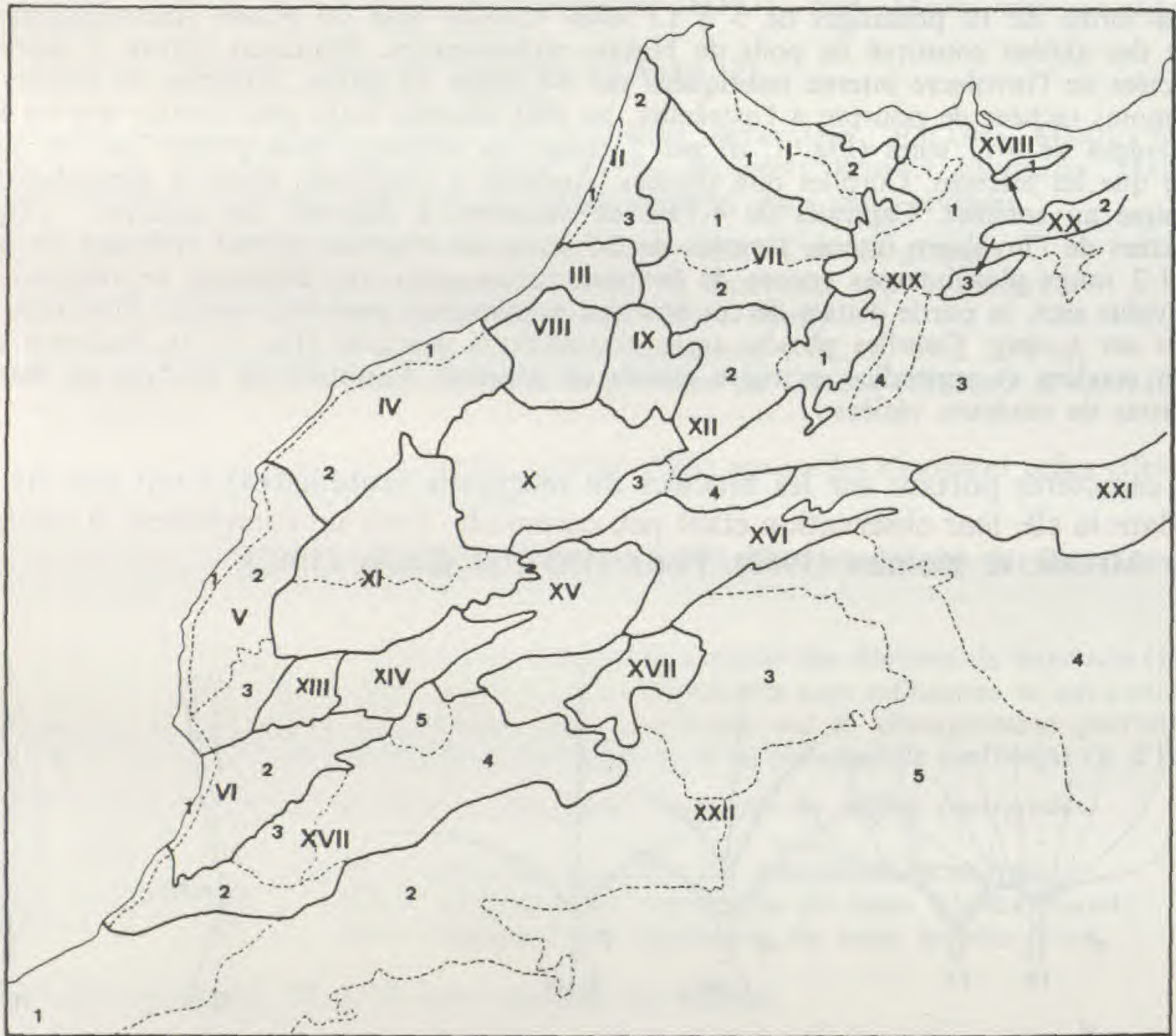


Fig. 2. — Divisions du Maroc utilisées pour la répartition géographique (d'après SAUVAGE & VINDT, 1952) : I, *Rif-Tanger-Tazekka* (1, Tanger-Rif SW; 2, Rif NE; 3, Tazekka). II, *Rharb* (1, littoral; 2, N; 3, S). III, *Région de Rabat*. IV, *Chaouïa-Doukkala* (1, littoral; 2, intérieur). V, *Abda-Haha* (1, littoral; 2, intérieur; 3, Haut Atlas occidental). VI, *Souss* (1, littoral; 2, intérieur). VII, *Moyen Sebou* (1, N; 2, S). VIII, *Zaër*. IX, *Zaïane*. X, *Moyen Oum-er-Rbia*. XI, *Haouz-Rehamna* (1, Jbilete-Rehamna; 2, Haouz). XII, *Moyen Atlas-Ayachi* (1, Moyen Atlas NE; 2, Moyen Atlas central; 3, Moyen Atlas SW; 4, Ayachi). XIII, *Seksaoua*. XIV, *Haut Atlas central*. XV, *Mgoun*. XVI, *Haut Atlas oriental*. XVII, *Anti Atlas* (1, Anti Atlas littoral; 2, Anti Atlas occidental; 3, Kest; 4, Anti Atlas central; 5, Siroua; 6, Sarhro). XVIII, *Nkor-Trifa*. XIX, *Maroc oriental* (1, Moulouya; 2, Haut Msoun; 3, Hauts plateaux; 4, El Hajj). XX, *Atlas tellien* (1, Bni Snassen; 2, Jerrada; 3, Debdou-Mekam). XXI, *Atlas saharien*. XXII, *Sahara occidental* (1, Tekna; 2, Dra; 3, Rheriss; 4, Guir; 5, Hamada).

CHAMAELEON Cass.

Dict. Sc. Nat. 47 : 509 (1827), *non* DC., *in* DUBY, Bot. Gall. : 287 (1828).

ESPÈCE-TYPE : *Chamaeleon gummifer* (L.) Cass.

Plantes herbacées vivaces, puissantes, hémicryptophytes. Feuilles alternes épineuses, pinnatilobées à pinnatiséquées. Involucre globuleux de grande taille, constitué de 2 types de bractées : les bractées de l'involucre interne sont inégales, atténuées en pointe à l'extrémité,

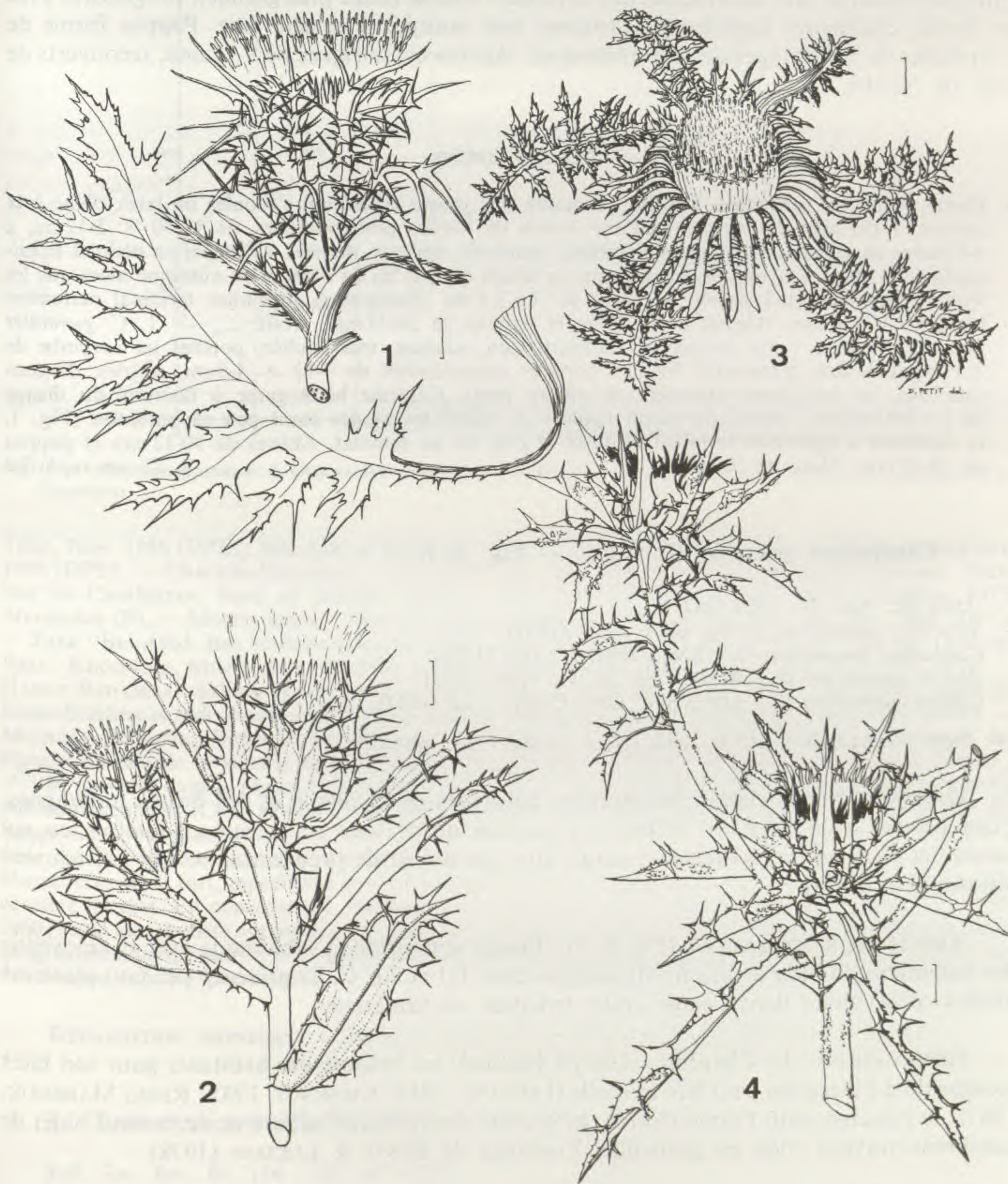


Fig. 3. — **1, Chamaeleon gummifer** (Chechaouen); **2, Chamaeleon macrophyllus** var. **incanus** (Bin-el-Ouidane); **3, Carlina atlantica** (Col de Tanoute-ou-Filhali); **4, Carlina lanata** (Nord de Mechrâ-Ben-Abbou).

imbriquées; les bractées de l'involucre externe, munies de lobes épineux, montrent une transition brusque avec les bractées de l'involucre interne (taille plus grande), progressive avec les feuilles caulinaires supérieures. Fleurons rose pourpre à corolle lisse. Pappus formé de 2 verticilles de 5 phalanges de soies plumeuses. Akènes cylindriques de 9-12 mm, recouverts de poils de Nobbe.

Clé des espèces

1. Plante acaule ou subacaule, à racine pivotante très grosse et laissant s'écouler un latex blanc à la cassure. 1 (2) capitules au centre d'une rosette de feuilles pinnatipartites, de 15-40 × 5-12 cm, à 5-8 paires de segments oblongs, pinnatifides, acuminés, épineux, dentées, atténuées en pétioles engainants de 8-14 cm. Le capitule, homogame, ne fleurit qu'à la fin de l'été ou en automne alors que les feuilles commencent à sécher. Fleurons de 2,6-3,1 cm. Anthères à appendice terminal nettement tronqué au sommet. Akènes de 9-11 mm et pappus de 30-37 mm, ivoire ..... 1. *C. gummifer*

1'. Plante sans latex à tige dressée de 30-80 cm, peu rameuse, très feuillée, portant un corymbe de 2-5 capitules tous terminaux. Feuilles coriaces pinnatilobées de 7-13 × 4-8 cm, sessiles, de contour ové, les inférieures atténuées en pétiole épais. Capitule hétérogame à fleurons du disque de 2,1-2,9 mm et à fleurs du rayon ligulées et mâles, les ligules étant peu rayonnantes (Fig. 1, *i*). Anthères à appendice terminal émoussé et plus fin au sommet. Akènes de 10-12 mm et pappus de 20-25 mm, blanc de neige .... 2. *C. macrophyllus*

1. **Chamaeleon gummifer** (L.) Cass. — Fig. 3, *1*.

Dict. Sc. Nat. 47 : 509 (1827).
— *Atractylis gummifera* L., Sp. pl. 2 : 829 (1753).
— *Carthamus gummiferus* (L.) Lam., Dict. 1 : 639 (1785).
— *Acarna gummifera* (L.) Willd., Sp. pl. 3 : 1699 (1803).
— *Carlina gummifera* (L.) Less., Syn. Gen. Comp. : 12 (1832).

Type : Décrit de Crète et Italie (*Herb. Linné 971/1*, photo!).

Habitat : Forêts claires, broussailles, pâturages de la plaine et des basses montagnes. Cette plante, selon Lefranc (1866), « s'accommode de tous les terrains, toutefois un sol meuble et profond, argilo-arénacé, paraît être son milieu de prédilection ». Elle est souvent nitratophyte (FSm).

Amplitude bioclimatique (Fig. 4, *1*) : Etages semi-aride et subhumide avec m (moyenne des minimums du mois le plus froid) compris entre 0,1 et 9,6° C. Sa présence pendant plusieurs années consécutives dans l'étage aride demande confirmation.

Observations : Le Chardon à Glu (el Heddad) est redouté des habitants pour son latex toxique dont l'ingestion peut être mortelle (Lefranc, 1866; Charnot, 1945; Rezig Mabrouk, 1967); le principe actif, l'atractyloside, hétéroside diterpénique sulfuré acide, a fait l'objet de nombreux travaux : lire en particulier l'ouvrage de Santi & Luciani (1978).

Distribution au Maroc. — Tanger-Rif-Tazekka : Tanger, 1874, *Schousboe* (P); entre Tetouan et Chechaouen, Sept. 1985 (DPE); Sefilane, Nov. 1986 (DPE); Targuist, 1929, *Font-Quer* (MPU). — Région de Rabat : *Mâmora* (FSm); Kenitra, 1921, *Maire* (RAB); Oued Cherrat, *Jahandiez* (RAB);

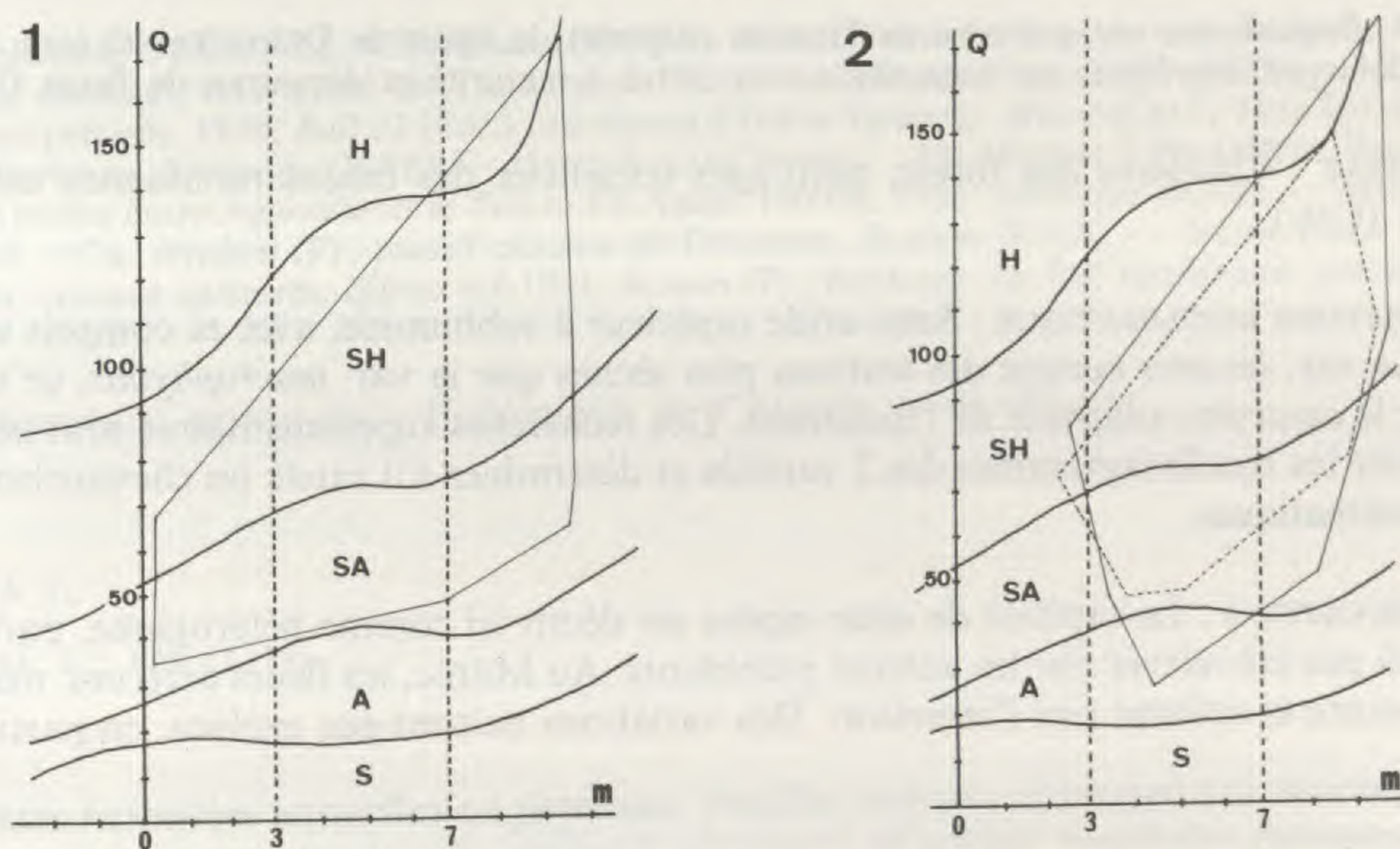


Fig. 4. — Bioclimagrammes : 1, *Chamaeleon gummifer* ; 2, *Carlina* sect. *Mitina* (en tiretés, *C. lanata* ; en traits pleins, *C. racemosa*).

Tiflet, Nov. 1986 (DPE) ; Sidi-Allal-el Bahraoui, Juin 1912, *Pitard* (MPU) ; forêt d'Aïn-Harrouda, Nov. 1984 (DPE). — CHAOUÏA-DOUKKALA : Berrechid, Juin 1912, *Pitard 1956* (P) ; route de Nouasser, 28 km Sud de Casablanca, bord de champs argileux, Mars 1987 (DPE). — ABDA-HAHA : Oudjan, 1875, *Mardochée* (P). — MOYEN SEBOU : Meknès, *Emberger* (RAB) ; 70-90 km Nord de Fès, Nov. 1986 (DPE). — ZAER : Bni-Abid, Ben Slimane, GNADIZ (FSm). — ZAIANE : Timeksaouine (FSm). — MOYEN OUM-ER-RBIA : Khouribga, Mrizig, *Maire* (RAB) ; entre Zaouia-ech-Cheikh et Ouaouamana, Oct. 1986 (DPE). — HAOUZ-REHAMNA : Skhour-des-Rehamna, 3 km Sud de Mechra-Ben-Abbou, Nov. 1985 (DPE) ; entre el-Kelaa-Srarhna et Sidi-Zioune, 1953, *Nègre* (RAB) ; Marrakech, dans la palmeraie, Sept. 1985 (DPE). — MGOUN : Demnate, *Emberger* (RAB). — ATLAS TELLIEN : Jerrada, *Maire* (RAB). Le Catalogue des Plantes du Maroc le signale également dans les divisions suivantes : MOYEN-ATLAS, NKOR-TRIFA.

Sa présence dans la région HAOUZ-REHAMNA mérite un commentaire car les auteurs précédents ne l'y mentionnaient pas (Cat., PFra). Curieusement, NÈGRE (1953, *in sched.*) atteste l'avoir trouvée vers El-Kelaa, sans pour autant l'intégrer dans sa flore : cet auteur considérait-il la plante comme accidentelle à cette date ? De toute façon, nous avons trouvé le Chardon à Glu récemment dans les Rehamna et à Marrakech. Il est fort improbable que cette plante soit passée inaperçue de NÈGRE, au moins dans cette dernière localité. En conséquence, l'expansion de l'aire dans cette région doit être postérieure à 1950-1960 ; seule une enquête auprès des populations locales pourrait permettre de conclure. Si tel était le cas, il serait intéressant d'observer si *C. gummifer* peut se maintenir dans ces régions arides, particulièrement lors des années à faible pluviosité.

RÉPARTITION MONDIALE : Europe méditerranéenne, Turquie, Algérie et Tunisie.

2. **Chamaeleon macrophyllus** (Desf.) Petit. — Fig. 1, *a, b, c, i* ; 3, *2.*

Bull. Soc. Bot. Fr. 134 : 165-184 (1987).
— *Atractylis macrophylla* DESF., Flora Atlant. 2 : 255 (1799).
— *Acarna macrophylla* (DESF.) WILLD., Sp. pl. 3 : 1700 (1803).
— *Chamaeleon caulescens* CASS., Dict. 50 : 60 (1827).

TYPE : *Desfontaines s.n.*, environs de Tlemcen (Algérie); la figure de DESFONTAINES (*tab. 226*), tout comme l'holotype, représente un échantillon non arrivé à maturité et dépourvu de fleurs (holo-, P!).

HABITAT : Clairières des forêts, pâturages rocailleux des basses montagnes calcaires et siliceuses (Cat.).

AMPLITUDE BIOCLIMATIQUE : Semi-aride supérieur à subhumide, avec m compris entre — 1 et 7° C. La var. *incanus* occupe des stations plus sèches que la var. *macrophyllus*, ce qui cadre bien avec le caractère adaptatif de l'indument. Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour établir les bioclimagrammes des 2 variétés et déterminer s'il existe un chevauchement des aires bioclimatiques.

OBSERVATIONS : Le capitule de cette espèce est décrit ici comme hétérogame, particularité qui n'avait pas été relevée par les auteurs précédents. Au Maroc, les fleurs externes, mâles, sont à ligule courte et attirent peu l'attention. Des variations ne sont pas exclues, en particulier en Algérie.

CLÉ DES VARIÉTÉS

1. Feuilles caulinaires glabres et luisantes .... α. var. *macrophyllus*
1'. Feuilles caulinaires à indument blanc laineux, généralement dense, rarement lâche. β. var. *incanus*

α. **Chamaeleon macrophyllus** var. **macrophyllus**

— *Atractylis macrophylla* var. *genuina* MAIRE, *in* EMBERGER & MAIRE, Spicil. Rif., Mém. Soc. Nat. Maroc 17 : 54 (1927).

DISTRIBUTION AU MAROC. — TANGER-RIF-TAZEKKA : massif de Talassemtane, Haouta-el-Kasdir, 1750 m, 1974, *Raynaud & Sauvage* (MPU); pied du Mont Azrou, 1200-1500 m, 1927, *Emberger & Maire* (RAB); Jbel Nador près de Souk-el-Tnine et Boured, sous chênaie, 1927, *Emberger & Maire* (RAB); massif de Tazasre, matorral de Chêne vert, 1700 m, *Sennen* (RAB); Sefilane, 3 km Est de Cherafat et 7-15 km Nord de Taounate, Nov. 1986 (DPE). — MOYEN SEBOU : Souk-el-Had, *Ducellier* (Cat.). — ATLAS TELLIEN : Jerrada (d'Oujda à Rhar-Rouban), *Pomel* (Cat.); Bni-Snassen, *Faure* (Cat.).

β. **Chamaeleon macrophyllus** var. **incanus** (Maire) Petit, *comb. nov.*

— *Atractylis macrophylla* var. *incana* MAIRE, Mém. Soc. Sc. Nat. Maroc 7 : 206 (1924).

TYPE : *Maire s.n.*, Moyen Atlas, Azrou, collines calcaires et schisteuses, 1300-1500 m, 27.7.1921 (holo-, P!).

DISTRIBUTION AU MAROC. — MOYEN SEBOU : Sefrou, Nov. 1986 (DPE); Jbel Sadig, Mai 1886, *Grant* (P). — ZAIANE : Aguelmous, *Emberger* (Cat.); environs de Tifourhaline, *Nègre* (RAB). — MOYEN-ATLAS-AYACHI : fréquent jusqu'à 1600 m (Cat.); Azrou, vers Aguechmir, 1200-1300 m, 30.2.1924, *Maire* (P); plateau d'el-Hajeb, *Emberger* (RAB); route d'Ito, marnes rouges, 1300 m, 1924, *Maire* (RAB); 8 km Nord d'Immouzer-du-Kandar, Mai 1985 (DPE); 5 km Sud d'Annoceur, 12 km Sud-Ouest d'el-Hajeb et Tazouta, Nov. 1986 (DPE); Tarhzirt, 20-30 km Est de Beni-Mellal, entre 1100 et 1500 m, Janv. 1986, *Cuzin* (DPE); entre Bin-el-Ouidane et Afourher, vers 1500 m, *Emberger* (RAB); Ouaouizarhte, Azilal,

rochers calcaires, 1400 m, 2.8.1926, *Maire* (P); Sud d'Itzer, bord de la piste vers Boumia, Nov. 1985 (DPE); en montant vers le col de Tanoute-ou-Filali, vers l'Ouest, Nov. 1985 (DPE). — SEKSAOUA : localité non précisée, 1878, *Ball 32* (Cat.); au-dessus d'Imi-n-Tanoute, *Maire* (Cat.); 9 km Est de Souk-el-Tleta d'Ichemrarn, *Emberger* (RAB). — HAUT-ATLAS-CENTRAL : Aït-Messan, 1200-1400 m, Reraya, 1871, *Ball* (P); Ourika entre Agaouïar et le Tizi-n-Aït-Amer, 1800 m, 1926, *Emberger* (RAB). — MGOUN : Imi-n-Ifri, Juill. 1879, *Ibrahim* (P); massif calcaire de Demnate, *Ibrahim* (RAB). — NKOR-TRIFA : Melilla à Tigorfaten, coteaux calcaires, 260 m, 4.8.1931, *Sennen* (P); Bokkoya, au Jbel Hammame, calcaire, 150 m, *Font-Quer* (RAB).

RÉPARTITION MONDIALE : Endémique de l'Algérie et du Maroc.

CARLINA L.

Sp. pl. 2 : 828 (1753).

ESPÈCE-TYPE : *Carlina vulgaris* L.

Plantes herbacées annuelles ou pérennes. Feuilles alternes, épineuses (au Maroc), dentées, pinnatilobées à pinnatiséquées. Capitules homogames discoïdes. Involucre campanulé à plus ou moins globuleux, constitué de 3 types de bractées : les bractées externes, munies de lobes épineux, font transition avec les feuilles caulinaires supérieures et les bractées moyennes entières; les bractées des 1-2 rangs les plus internes sont rayonnantes. Fleurons à corolle plissée transversalement à maturité (Fig. 1, *h*). Anthères à caudicules soudées et appendice terminal en ogive étroite. Pappus formé par un verticille de 10 phalanges de soies plumeuses. Akènes cylindriques recouverts de poils de Nobbe. Floraison estivale.

REMARQUES : 2 espèces de la section *Carlina* ont été signalées au Maroc : *C. macrocephala* Moris à Ceuta par GANDOGER et *C. vulgaris* L. au Mont Gourougou (Sud de Melilla) par SENNEN. Leur présence n'a pour l'instant pas été confirmée; s'il ne s'agit pas d'erreurs de détermination, ces plantes sont à rechercher.

CLÉ DES SECTIONS ET DES ESPÈCES

1. Plante acaule pérennante monocarpique, à gros capitule unique de 4-5 cm de diamètre, sessile au centre d'une rosette de feuilles coriaces, pétiolées, pinnatiséquées à segments divisés en lobes dentés et épineux, aranéeux ou laineux en dessous. Bractées rayonnantes longues (3,5-4,5 cm), argentées jaune au-dessus, maculées de pourpre au-dessous. Fleurons jaunes. Akènes de 8-9 mm. Pappus de 16-24 mm à phalanges de 9-11 soies .... 1. *C. atlantica* (sect. *Heteracantha*)

1'. Plante caulescente à capitules plus petits, de 1 à 3,5 cm de diamètre.

2. Plante annuelle à capitules disposés en cyme (mais capitule parfois unique). Tige à indument laineux plus ou moins fugace. Bractées de l'involucre externe pliées en gouttière, légèrement arquées vers le bas, de longueur égale à 2-3 fois le diamètre des capitules. Soies du pappus soudées par 3 par phalange (Fig. 1, *f*) .... Sect. *Mitina*

3. Gros capitules de (1,5-)1,7-2,7(-3,5) cm de diamètre, à bractées rayonnantes pourpres à roses sur les 2 faces, de 1,2-1,5 cm. Plantes robustes à tige de 4-10 mm de diamètre (axe principal, sous les premières ramifications). Fleurons de 20 mm, rose pourpre. Akènes de 3-4 mm. Pappus de 10,5-15 mm .... 2. *C. lanata*

3'. Petits capitules de 0,8-1,5 cm de diamètre, à bractées rayonnantes jaune vif dessus, plus ou moins tachées de pourpre en dessous, de 1-2 cm. Plantes grêles à capitules nombreux, à tiges de 2-4 mm de diamètre. Fleurons de 8-9 mm, jaunes. Akènes de 1,5-2 mm. Pappus d'env. 6 mm .... 3. *C. racemosa*

2'. Plantes vivaces polycarpiques hémicryptophytes. Capitules disposés en corymbe ou en cyme. Involucres à bractées rayonnantes jaune d'or. Tiges glabres à aranéeuses. Fleurons jaunes. Soies du pappus soudées par 4-7 par phalange (Fig. 1, *e*). Akènes de 3-4 mm. Sect. *Corymbosae*

4. Capitules disposés en cyme (peu nette si 2-3 capitules seulement); le 1[er] ou le 2[e] axe secondaire dépasse l'axe principal et porte jusqu'à 3-4 capitules. Les axes secondaires inférieurs sont très peu nombreux et ne portent qu'un capitule. Bractées moyennes en tuiles de toit, bien visibles car les bractées extérieures ne sont pas serrées densément contre elles. Pappus de 10-12 mm, avec (5-6) 7 (8) soies par phalange. Appendice des bractées rayonnantes plus court que la pièce basale .... 4. *C. brachylepis*

4'. Capitules disposés en corymbe (mais capitule parfois unique). Bractées externes densément appliquées contre l'involucre interne. Pappus de 7-10 mm, formé de soies réunies par 5 (6) par phalange. Appendice des bractées rayonnantes plus long que la pièce basale.

5. Bractées externes grandes, pliées en cornière, dépassant nettement les bractées internes rayonnantes. Feuilles supérieures lancéolées à limbe à bords parallèles ou légèrement élargis à la base, portant 4-6 lobes épineux. Oreillettes embrassant la tige jusqu'au 1/3 à 1/2 du diamètre. Capitules de (1,8-)2-2,7(-4) cm de diamètre. Tiges rougeâtres, fortes, portant jusqu'à 7-9 capitules. Bractées rayonnantes lancéolées de 17-23 × 1,8 mm .... 5. *C. involucrata* subsp. *involucrata*

5'. Bractées externes moins pliées, plus courtes que les bractées rayonnantes. Feuilles supérieures très élargies à la base, à contour triangulaire, portant 6-9 lobes épineux. Oreillettes embrassant la tige jusqu'aux 3/4 du diamètre. Capitules de 1,3-1,7(-2) cm de diamètre. Tiges brun jaune, portant jusqu'à 20 capitules. Bractées rayonnantes courtes, de 14-16 × 2-2,2 mm .... 6. *C. hispanica* subsp. *hispanica*

Sect. HETERACANTHA DC., Prodr. 6 : 545 (1837).

ESPÈCE-TYPE : *C. acaulis* L.

1. **Carlina atlantica** Pomel. — Fig. 3, *3*.

Mat. Fl. Atl., Bull. Soc. Climat. Alger : 19 (1874).

TYPE : *Pomel s.n.*, sur les argiles du Djebel Asfour, 6.8.1855 (holo-, MPU!).

HABITAT : Clairières des forêts, pâturages argileux et pierreux des montagnes calcaires et siliceuses, jusque vers 2200 m (Cat.).

AMPLITUDE BIOCLIMATIQUE : Les données, fragmentaires du fait de la rareté des stations météorologiques de montagne, indiquent la présence de la plante dans les étages subhumide et humide avec m compris entre —4 et —2° C.

OBSERVATIONS : Le complexe d'eubractées soudé aux bractées rayonnantes réfléchies se désolidarise de la surface du réceptacle et emporte un grand nombre d'akènes ; cet ensemble est roulé au sol par le vent et peut être entraîné plus loin que les akènes isolés. Comme le soulignent MEUSEL & KOHLER (1960), cette chamaechorie (surajoutée à l'anémochorie fondamentale) est en rapport avec le milieu ouvert que représentent les clairières où vivent ces plantes. Il est possible que le développement spectaculaire des bractées rayonnantes soit plus lié à ce mode particulier de dissémination qu'à l'attraction des insectes.

DISTRIBUTION AU MAROC. — TANGER-RIF-TAZEKKA : Beni-Derkoul, *Font-Quer* (Cat.); Talassemtane, pinède de Pin Noir, 1700 m, 1974, *Raynaud & Sauvage* (RAB); Imassinen, 1600 m, rochers arénacés sous la ville, Juin 1929, *Maire* (RAB). — MOYEN ATLAS-AYACHI : fréquent entre 1400 et 2200 m (Cat.); Ifrane, chênaie dégradée, 1924, *Maire* (RAB); Aguelmane-Sidi-Ali-ou-Mohand, sol basaltique, 2100 m, Août 1924 (RAB); lac de Ouiouane, sol calcaire, 1650-1750 m, Juil. 1924, *Maire* (RAB); Bekrit, sol basaltique, 1800 m, Août 1924, *Maire* (RAB); Ari-Benij, rochers calcaires, 2100-2400 m, Juil. 1924, *Maire* (RAB); Ifri-ou-Beud, *Maire* (RAB); Annoceur, dans les montagnes « arides », Oct. 1913, *Pitard 1495* (P); plateau volcanique du Jbel Hebri, *Maire* (RAB); col de Tanoute-ou-Filali, clairière de chênaie, sol calcaire, 2070 m, Nov. 1985 (DPE). — MGOUN : entre Aït-Mellil et Demnate, 2000 m, *Litardière & Maire* (Cat.). — ATLAS TELLIEN : Rhar-Rouban, 1874, *Pomel* (Cat.).

RÉPARTITION MONDIALE : Endémique algéro-marocaine.

Sect. MITINA (Adans.) Meusel & Kästner, Feddes Repert. 83 : 213 (1972).

ESPÈCE-TYPE : *C. lanata* L.

2. **Carlina lanata** L. — Fig. 3, *4*.

Sp. pl. 2 : 828 (1753).
— *Mitina lanata* (L.) CASS., Dict. 47 : 507 (1827).

TYPE (syntypes) : Italie, France (*Herb. Linné 970/3*, photo!).

HABITAT : Pâturages des clairières des forêts de la plaine et des basses montagnes (Cat.).

AMPLITUDE BIOCLIMATIQUE (Fig. 4, *2*) : Etages semi-aride et subhumide avec m compris entre 2,5 et 9,7° C. A Settate, cette plante est très abondante dans les terres noires et profondes (étage semi-aride). Au fur et à mesure que l'on se dirige vers Aïn-Belmesk (étage aride supérieur), elle se réfugie dans les fossés et talwegs. Nous ne la considérons donc pas comme présente dans l'étage aride.

DISTRIBUTION AU MAROC. — RIF-TANGER-TAZEKKA : Targuist, 1000-1300 m, *Emberger* (RAB); Braret, champs et rochers calcaires, *Maire* (RAB). — CHAOUIA-DOUKKALA : entre Settate et Aïn-Belmesk, et entre Settate et Khemisset-Oulad-Bouziri, Oct. 1986 (DPE). — MOYEN SEBOU : Fès, champs, Juin 1912, *Pitard 1494* (P); Meknès, *Emberger* (RAB); entre Touahar et Taza, marnes miocènes, *Maire* (RAB); Sefrou, 2 km Nord-Ouest d'el-Hajeb, Nov. 1986 (DPE). — ZAER : Merzaga, champs argileux, 1925, *Maire* (RAB); Sidi-Sbaâ, 1 km Sud-Est de la Maison Forestière, sol calcaire, *Mathez* (RAB); Ari-Bouchenane, corniche miocène, *Mathez* (RAB); Rommani, Déc. 1985 (DPE). — MOYEN OUM-ER-RBIA : entre Beni-Mellal et Kasba-Tadla, *Nègre* (RAB). — MOYEN ATLAS-AYACHI : de Zaouia-ech-Cheikh à la route de Khenifra, Nov. 1985 (DPE); Bin-el-Ouidane et Ouaouizarhte, Juin 1985 (DPE). — SEKSAOUA : localité non précisée; BALL (1978, *in* SFm) signale également l'espèce comme douteuse à Mtouga. — MGOUN : rocailles calcaires à Tanant, 900 m, *Maire* (MPU). — MAROC ORIENTAL : 1 km Nord de Tiztutine, Sept. 1986, *Séguignes* (DEP). Cette espèce a été indiquée également dans les régions suivantes : NKOR-TRIFA, ATLAS TELLIEN et ABDA-HAHA (Cat.).

RÉPARTITION MONDIALE : Circum-méditerranéen, Syrie, Iraq et Iran.

3. **Carlina racemosa** L. — Fig. 5, *1*.

Sp. pl. : 829 (1753).
— *Carlina sulfurea* DESF., Fl. Atlant. 2 : 251, *tab. 224* (1799).
— *C. radiata* VIV., Fl. Lib. Spec. : 68 (1824).
— *C. reboudiana* POMEL, Nouv. Mat. Fl. Atl. : 273 (1875).

TYPE : Espagne (*Herb. Linné 970/7*, photo !).

HABITAT : Sol argilo-limoneux, humide l'hiver, en plaine et dans les basses montagnes; exceptionnel dans les sous-bois (FSm).

AMPLITUDE BIOCLIMATIQUE (Fig. 4, *2*) : Etages aride mais surtout semi-aride et subhumide, avec m compris entre 2,6 et 9,5° C.

OBSERVATIONS : POMEL signale à Djelfa la présence de *C. reboudiana*. Si la plante n'était pas accidentelle, il faudrait repérer soigneusement l'exposition de la station de son *locus classicus*; dans la mesure où le m de la ville est de — 1° C environ, avec un Q_2 (coefficient pluviothermique d'Emberger) voisin de 31, il se pourrait que *C. reboudiana* soit un taxon différent de *C. racemosa*. Selon MEUSEL (1981, *in sched.*, en commentaire de l'holotype de POMEL, MPU), il s'agit « probablement de *C. brachylepis* (Batt.) Meusel & Kästner ».

DISTRIBUTION AU MAROC. — RIF-TANGER-TAZEKKA : Ceuta, Juin 1985 (DPE); Tanger, 1869, *Schousboe* (P); Jbel Kbir, 1932, *Lindberg* (RAB); Tetouan, Chechaouen, Sept. 1985 (DPE); Touahar, marnes, 1921 (MPU); Targuist et 10 km Ouest de la ville, Nov. 1986 (DPE); Bab-Taza, Nov. 1986 (DPE). — RHARB : Souk-el-Arba, Sept. 1986 (DPE); entre Sidi-Allal-Tazi et el-Mogram, *Maire* (RAB). — RÉGION DE RABAT : Salé, Août 1924, *Jahandiez 975* (P); Kenitra, Rabat, Tiflet, Sept. 1986 (DPE). — CHAOUIA-DOUKKALA : el-Jadida, Juin 1871, *Ball* (P); Médiouna, Juin 1912, *Pitard 1974* (P); Casablanca, Août 1912, *Pitard 1167* (P); Settate, 13 km Sud d'el-Jadida, Juin 1986 (DPE). — ABDA-HAHA : Safi, *Ball* (SFm). — MOYEN SEBOU : entre Taza et Aïn-Sebou, Avril 1901, *De Segonzac* (P); Meknès, *Maire* (RAB); vallée de l'Oued Mikkès à 2 km Sud d'el-Karia, *Sauvage* (RAB); 20 km Nord-Ouest de Souk-el-Arba, Ouezzane, 12 km Nord de Taounate, Nov. 1986 (DPE). — ZAER : Rommani, Ben-Slimane, Mai 1984 (DPE). — ZAIANE : Oulmès, Mars 1985 (DPE). — MOYEN OUM-ER-RBIA : 20 km Est de Zaouia-ech-Cheikh, Oct. 1986 (DPE); Bou-Assila, près de la Maison Forestière, au Nord-Est de Kasba-Tadla, *Sauvage* (RAB); 2 km Nord-Ouest d'el-Hajeb, Nov. 1986 (DPE). — HAOUZ-REHAMNA : Aït-Ourir, Dar-Kaid-Ouriki, Mai 1985 (DPE); Marrakech, lieux sableux près de l'Oued Tennsift, 450 m, 1932, *Lindberg* (RAB); Attaouïa-ech-Chaïbia, Lalla-Mouchaâ, Sud-Ouest de Skhour-Rehamna, *Nègre* (RAB); Mechrâ-Ben-Abbou, Skhour-Rehamna, Nov. 1986 DPE); 35 km Sud de Sidi-Bennour, sur sable, Juin 1986 (DPE). — MOYEN ATLAS-AYACHI : el-Hammam, terrain schisteux aride, 1000 m, *Maire* (RAB); Taka-Ichiane, Juil. 1924, *Maire* (P); route du col de Tanoute-ou-Filali, 6 km après avoir quitté la route P 24, Mai 1986 (DPE). — NKOR-TRIFA : Yacinen, *Sennen* RAB); Cala-Iris, Nov. 1986 (DPE). — MAROC ORIENTAL : 1 km Nord de Tiztutine, Sept. 1986, *Seguignes* (DPE).

RÉPARTITION MONDIALE : Péninsule ibérique, Sardaigne, Algérie et Tunisie.

Sect. CORYMBOSAE Meusel & Kästner, Feddes Repert. 83 : 213 (1972).

ESPÈCE-TYPE : *Carlina corymbosa* L.

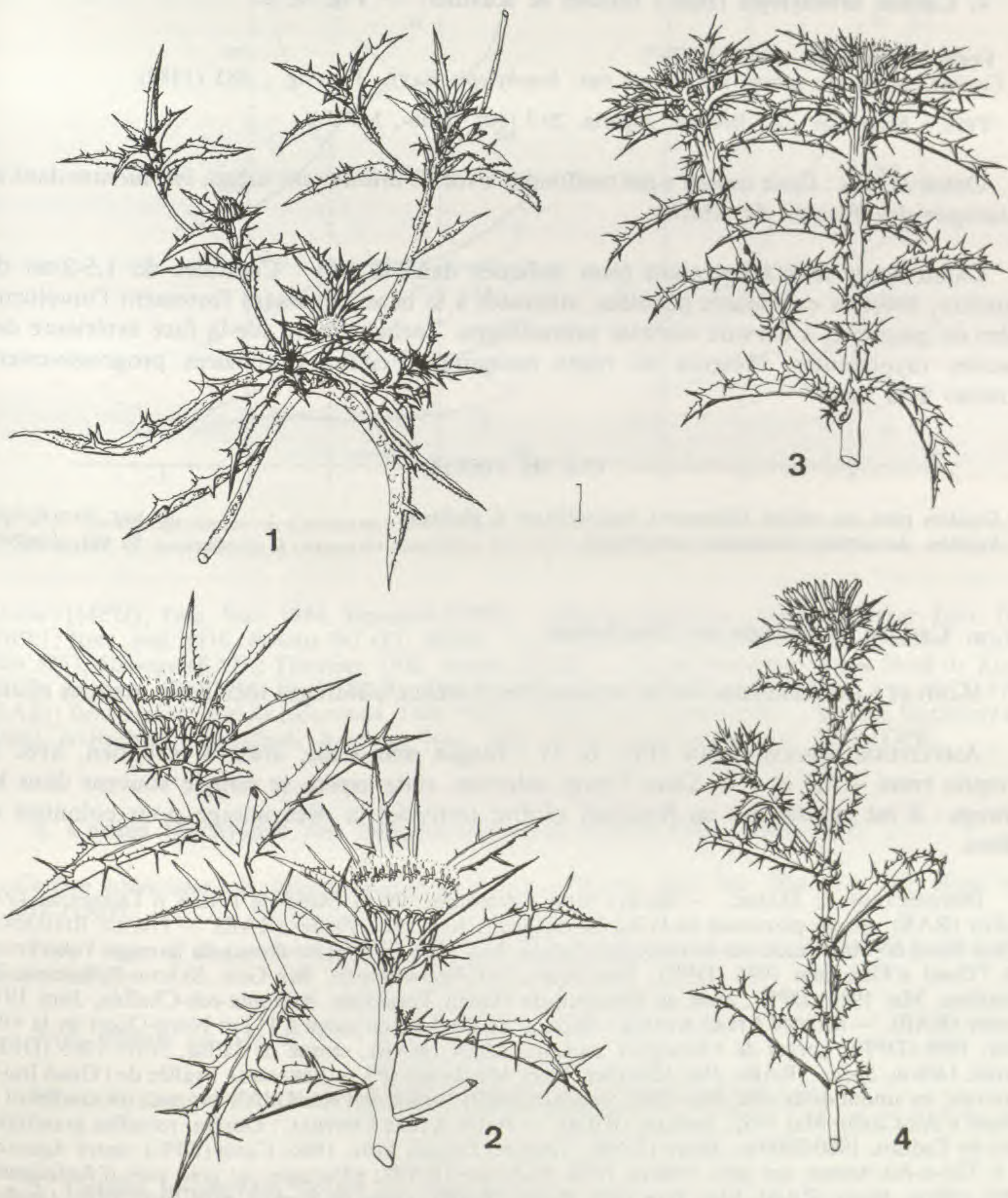


Fig. 5. — **1, Carlina racemosa** (Rabat); **2, Carlina brachylepis** (12 km Ouest de Midelt); **3, Carlina involucrata** (route de Talembote); **4, Carlina hispanica** (route de Midelt, après la bifurcation vers Khenifra).

4. **Carlina brachylepis** (Batt.) Meusel & Kästner. — Fig. 5, *2*.

Feddes Repert. 88 : 403 (1977).
— *Carlina corymbosa* subsp. *involucrata* var. *brachylepis* BATT., Fl. Alg. : 485 (1889).

TYPE : *Battandier s.n.*, Bedeau, Algérie, 29.7.1905 (holo-, MPU!).

OBSERVATION : Cette espèce a été confondue avec *C. involucrata* subsp. *involucrata* dans le Catalogue des Plantes du Maroc.

CARACTÈRES SUPPLÉMENTAIRES (non indiqués dans la clé) : Capitules de 1,5-2 cm de diamètre ; bractées extérieures pétiolées, atténuées à la base, dépassant fortement l'involucre, pliées en gouttière, à nervure centrale subrectiligne. Tache sombre sur la face extérieure des bractées rayonnantes. Présence de rejets racinaires. Feuilles caulinaires progressivement rétrécies à la base.

CLÉ DES VARIÉTÉS

1. Feuilles plus ou moins lâchement tomenteuses à glabres .... α. var. *brachylepis*
1′. Feuilles densément laineuses canescentes .... β. var. *lanigera*

α. **Carlina brachylepis** var. **brachylepis**

HABITAT : Clairières des forêts, broussailles, rochers, pâturages rocailleux, steppes (Cat.).

AMPLITUDE BIOCLIMATIQUE (FIG. 6, *1*) : Etages semi-aride, aride et saharien, avec m compris entre — 5,2 et 6° C. Dans l'étage saharien, cette espèce se réfugie souvent dans les talwegs : il est certain que sa floraison tardive (estivale) la désavantage pour coloniser ce milieu.

DISTRIBUTION AU MAROC. — SOUSS : forêt d'Ademine, 500 m Ouest de l'Assif n'Taguenza, 1971, *Peltier* (RAB) ; pentes pierreuses de la Kasba d'Agadir, Juin 1971, *Peltier* (RAB). — HAOUZ-REHAMNA : 25 km Nord de Marrakech, sur la route d'el-Jadida, Juin 1986 (DPE) ; au-dessus du barrage Takerkoust, sur l'Oued n'Fiss, Juin 1986 (DPE) ; Marrakech, Sidi-Bou-Othman, Ben-Grir, Skhour-Rehamna, El-Massiera, Mai 1986 (DPE) ; cône de déjection de l'Oued Tessaoute, Attaouïa-ech-Chaïbia, Juin 1971, *Peltier* (RAB). — MOYEN ATLAS-AYACHI : Skoura, de Boulemane jusqu'à 11 km Nord-Ouest de la ville, Nov. 1986 (DPE) ; gorges de l'Ansegmir, calcaire, *Maire* (RAB) ; cirque de Jaffar, Nov. 1985 (DPE) ; Azilal, 1400 m, *Spence* (RAB) ; Jbel Afourher, 1876, *Mardochée* (P). — SEKSAOUA : vallée de l'Oued Imi-n-Tanoute, en amont de la ville, Mai 1952, *Sauvage* (RAB) ; vallée de l'Assif n'Aït-Moussa, au confluent de l'Assif n'Aït-Chaïb, Mai 1952, *Sauvage* (RAB). — HAUT ATLAS CENTRAL : Ourika, rocailles granitiques près de Tadrart, 1900-2000 m, *Maire* (RAB) ; Telouet, Tichka, Janv. 1986, *Cuzin* (DPE) ; entre Agaouïar et le Tizi-n-Aït-Ameur, sur grès, 1800 m, 1926, *Emberger* (RAB) ; pâturages sur grès, près d'Anfeugueïn, 2000-2400 m, *Maire* (RAB) ; Idni, Juin 1951, *Pailler* (RAB) ; vallée de Reraya, près Asni, 1932, *Lindberg* (RAB) ; au-dessus d'Amismiz, Juin 1986 (DPE). — MGOUN : Demnate, Mai 1986 (DPE). — HAUT ATLAS ORIENTAL : Outerbate, 2140 m, Imilchil, 2200 m, Agoudim, 1990 m, et Talsinnt, Mai 1987 (DPE) ; col de Talrhemt, 1907 m et gorges du Ziz, Nov. 1985 (DPE). — ANTI ATLAS : Siroua, 1800 m, Gentil (Cat.) ; Irherm-n'Aït-Oualman, versant Sud, 2800-3000 m, Sept. 1923, *Maire* (RAB) ; plateau d'Akhsass, 1970,

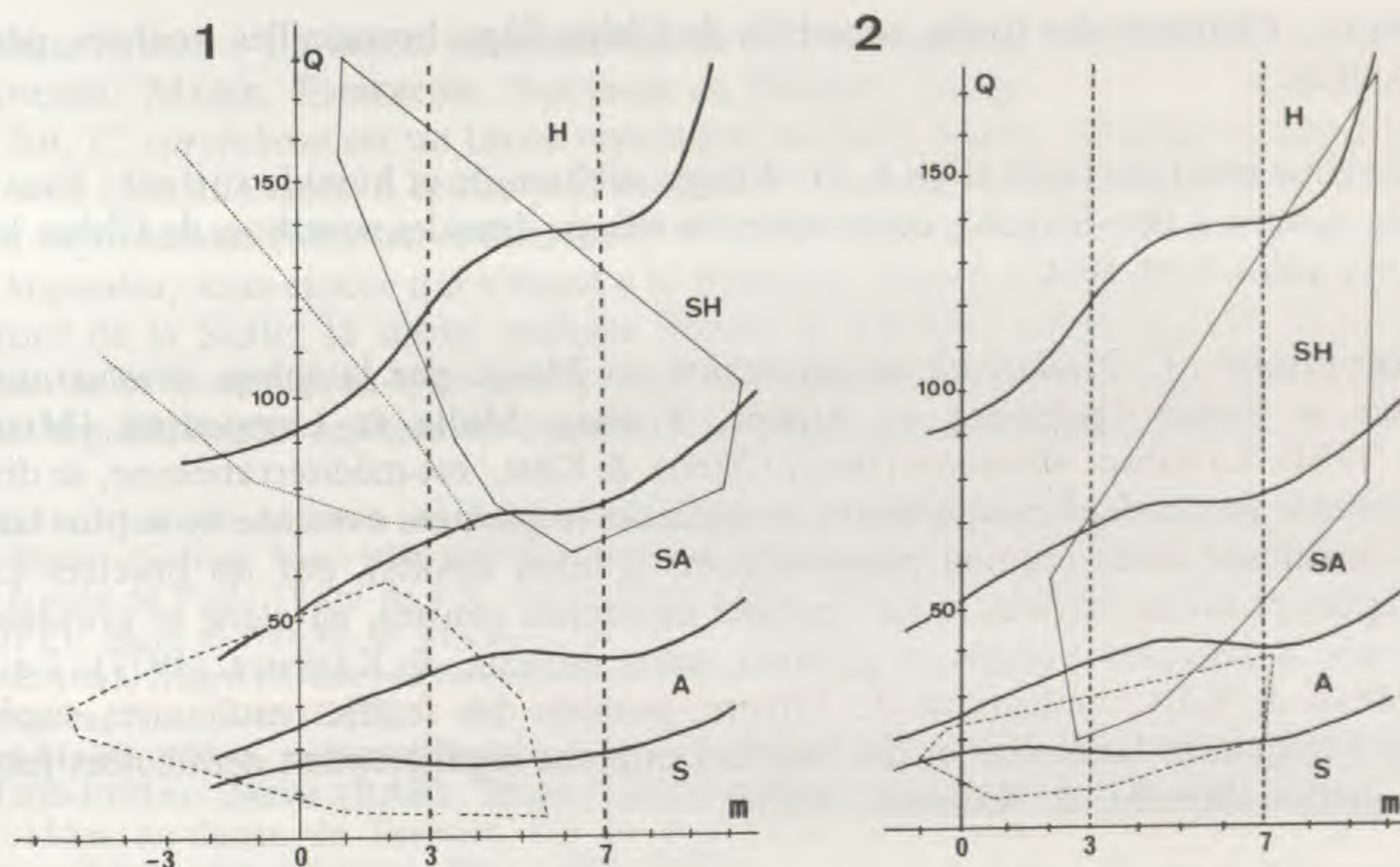


Fig. 6. — Bioclimagrammes : 1. *Carlina* sect. *Corymbosae* (en traits pleins, *C. involucrata*; en pointillés, *C. hispanica*; en tiretés, *C. brachylepis*); 2. *Atractylis cancellata* (en traits pleins, var. *cancellata*; en tiretés, var. *eremophila*).

Mathez (MPU); Tata, Nov. 1984, *Séguignes* (DPE). — MAROC ORIENTAL : Aïn-Bni-Mathar, Févr. 1981 (DPE); Itzer, Juil. 1918, *Benoist 843* (P); Midelt, Juil. 1923, 1450 m, *Humbert* (P); Tachaouit, 1450 m, Juin 1953, *Sauvage* (RAB); Tiztutine, 1930, *Sennen* (RAB). — ATLAS SAHARIEN : sortie Nord de Riche, terrain pierreux, Oct. 1954, *Vindt* (RAB); Jbel Ech-Chabri et Jbel el-Kounif, 1300 m, Avr. 1955, *Vindt* (RAB); Bent-Hazim, Sud de Gourrama, 1500-1700 m, Août 1926, *Humbert* (P). — SAHARA OCCIDENTAL : Riche, er-Rachidia, Bou-Dnib, Aoufous, Nov. 1985 (DPE); Ouarzazate, Avr. 1984 (DPE).

β. **Carlina brachylepis** var. **lanigera** (Faure & Maire) Petit, *comb. nov.*

— *Carlina involucrata* var. *lanigera* FAURE & MAIRE, *in* MAIRE, Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord 24 : 218 (1933).

TYPE : *Faure & Maire s.n.*, Pomaria, près Tlemcen (Algérie), rochers calcaires, 800-900 m, 26.8.1932 (holo-, MPU!)

Non signalé au Maroc.

RÉPARTITION MONDIALE DE L'ESPÈCE : Endémique algéro-marocaine.

5. **Carlina involucrata** Poiret. — Fig. 5, *3*.

Voyage en Barbarie 2 : 234 (1789).

TYPE : *Poiret s.n.*, Numidie (lecto-, P!)

HABITAT : Clairières des forêts, sous-bois de Chêne liège, broussailles, rochers, pâturages rocailleux (Cat.).

AMPLITUDE BIOCLIMATIQUE (Fig. 6, *l*) : Etages subhumide et humide surtout ; dans l'étage semi-aride, comme à Ben-Slimane, cette espèce se réfugie dans les sous-bois de Chêne liège ; m est compris entre 1 et 10° C.

OBSERVATIONS : *C. involucrata* est représenté au Maroc par la subsp. *involucrata* ; cette sous-espèce se trouve également en Algérie, Tunisie, Malte et Lampedusa (MEUSEL & KÄSTNER, 1974). La subsp. *libanotica* (Boiss.) Meus. & Käst., est-méditerranéenne, se distingue de la précédente pas les feuilles inférieures et médianes implantées avec une base plus large et à segments seulement lobés (et non pinnatiséquées à lobes étroits), par les bractées externes moins longues et moins étroites et les bractées moyennes courtes, en alène et aranéeuses (et non linéaires, à piquants pointus et glabres), selon MEUSEL & KÄSTNER (1977). La subsp. *cyprica* Meus. & Käst., endémique de Chypre, possède des feuilles caulinaires supérieures lancéolées à largement lancéolées et des bractées externes régulièrement denticulées jusqu'à la base des épines (MEUSEL & KÄSTNER, 1977).

DISTRIBUTION AU MAROC : Comme le font remarquer MEUSEL & KÄSTNER (1977), la répartition de cette espèce est océanique par rapport à la précédente. — RIF-TANGER-TAZEKKA : Talassemtane, Maison Forestière, 1900 m, Nov. 1970, *Peltier* (RAB) ; entre Ceuta et Souk-el-Had-des-Annjera, Oct. 1961, *Sauvage* (RAB) ; Tiztutine, 1 km au Nord, Sept. 1986, *Séguignes* (DPE) ; Ceuta, route de Talembote, Chechaouen, Sept. 1986 (DPE) ; Bab-Berred, Ketama, Targuist, Nov. 1986 (DPE). — RHARB : Larache, Sept. 1986 (DPE) ; Kenitra, Juil. 1921, *Maire* (P). — RÉGION DE RABAT : forêt de la Mâmora, Oct. 1924, *Emberger* (RAB). — ABDA-HAHA : Jbel Amsitten, près Tisrarin, 1932, *Lindberg* (RAB) ; Essaouira, champs, *Broussonnet ex DC*. — MOYEN SEBOU : Taounate, Nov. 1986 (DPE). — ZAER : Ben-Slimane, Août 1948, *Del Villar & Sauvage* (RAB) ; Sehoul, subéraie près Dayet-Toumiate, 1969, *Mathez* (MPU).

Cette espèce est à rechercher, en particulier dans les zones de contact éventuelles avec *C. hispanica* et *C. brachylepis*.

6. **Carlina hispanica** Lamarck. — Fig. 1, *h* ; 5, *4*.

Encycl. 1 : 617 (1785).

TYPE : Espagne (holo-, P-LA!).

HABITAT : Clairières des forêts, pâturages pierreux de la plaine et des montagnes, jusque vers 2000 m (Cat.).

AMPLITUDE BIOCLIMATIQUE (Fig. 6, *l*) : Etages subhumide et humide avec m compris entre — 4,5 et 3,9° C. Cette limite supérieure de m pose un problème puisqu'en Espagne, *C. hispanica* se rencontre à Alméria, selon nos observations, ville où m est égal à 8,7° C. Deux hypothèses non mutuellement exclusives peuvent être avancées pour rendre compte de cette situation : 1) les plantes espagnoles et marocaines appartiennent à 2 écotypes différents ; 2) au Maroc, l'extension de *C. hispanica* est limitée par la présence de *C. involucrata* qui est plus thermophile. Le problème nécessite d'être approfondi.

OBSERVATIONS : Le taxon marocain est le *C.* « *corymbosa* » des auteurs nord africains (BATTANDIER, MAIRE, EMBERGER, SAUVAGE et NÈGRE), *non* L.

En fait, *C. corymbosa* est un taxon représenté en Italie, Grèce, Turquie et Ouest Syrie : ses feuilles sont plus allongées, à épines plus longues, les bractées externes dépassant nettement les bractées rayonnantes (MEUSEL & KÄSTNER, 1972). *C. hispanica* est représenté au Maroc par la subsp. *hispanica*, sous-espèce qui s'étend à la Péninsule ibérique, le Sud de la France, l'Algérie et le Nord de la Sicile; la subsp. *galilaea* Meusel & Kästner, endémique du Nord Israël, se distingue de la sous-espèce-type par le port plus trapu, les feuilles plus dures, les bractées externes régulièrement repliées et munies d'épines terminales plus longues.

DISTRIBUTION AU MAROC. — RIF-TANGER-TAZEKKA : Taza, Bab-Bou-Idir, Avr. 1987 (DPE). — MOYEN SEBOU : Sefrou, Nov. 1986 (DPE); signalé à Meknès par PAILLER, Nov. 1970 (RAB), où il est très localisé (route de Fès); 19 km de Fès, route d'Immouzer, Mars 1987 (DPE). — ZAIANE : Oulmès, Mars 1986 (DPE); entre el-Harcha et Assoual, Juil. 1973, *Mathez* (MPU). — MOYEN OUM-ER-RBIA : bois de Derouate, 1962, *Nègre* (RAB); de Zaouia-ech-Cheikh à la route de Midelt et 5 km Ouest de la bifurcation vers Khenifra, Nov. 1986 (DPE). — MOYEN ATLAS-AYACHI : Dayet-Ahena, 1600 m (MEUSEL & KÄSTNER, 1977); el-Hajeb, 900 m, rochers calcaires, Juil. 1921, *Maire* (P); Azrou, 1932, *Lindberg* (RAB); plateau d'Ito, 1200-1450 m, *Maire* (RAB); Ifrane, Immouzer-du-Kandar, 5 km Sud d'Annoceur, Nov. 1986 (DPE); 15 km au-dessus de Tarhzirt, Est de Beni-Mellal, Janv. 1986, *Cuzin* (DPE); sous le col de Tanoute-ou-Filali, versant ouest, Nov. 1985 (DPE).

ATRACTYLIS L.

Sp. pl. 2 : 829 (1753).

ESPÈCE-TYPE : *Atractylis cancellata* L.

Plantes herbacées annuelles ou pérennes. Feuilles alternes, épineuses, dentées à pinnatiséquées. Capitules homogames et discoïdes ou hétérogames et radiés. Involucre ovoïde à campanulé, constitué de 2 types de bractées : les externes, munies de lobes épineux, font transition avec les feuilles caulinaires supérieures; les internes sont inégales, imbriquées sur 4 à 7 rangs, entières et terminées par un appendice acuminé ou scarieux. Fleurons à corolle lisse. Anthères à caudicules soudées et appendice terminal en ogive étroite ou acuminé. Pappus formé par un à trois verticilles de soies plumeuses libres jusqu'à la base ou à peine soudées par 2. Akènes cylindriques recouverts de poils de Nobbe et de poils filamenteux. Floraison printanière.

CLÉ DES ESPÈCES

1. Bractées de l'involucre supplémentaire glanduleuses, agglomérant les grains de sable, à lobes épineux perpendiculaires au rachis comme les barreaux d'une échelle. Involucre interne gros, de diamètre supérieur à 3 cm, à bractées terminées par une pointe allongée de 5-7 mm. Feuilles larges de plus de 2 cm. Pappus de 50-60 soies sur 2-3 rangs. Fleurons jaunes .... 6. *A. babelii*

1'. Bractées de l'involucre externe ne possédant aucun des caractères ci-dessus. Feuilles de moins de 1,5 cm de large. Involucre interne inférieur à 2,5 cm de diamètre. Pappus de 20-60 soies sur 1-3 rangs. Fleurons de couleurs variées.

2. Bractées de l'involucre interne terminées par un appendice scarieux. Feuilles aranéeuses sur les 2 faces, molles, spinuleuses. Pappus de 20 soies sur un rang. Plantes annuelles.

3. Absence de ligules rayonnantes. Appendice des bractées internes de 1 mm de large à la base. Bractées de l'involucre supplémentaire au nombre de 10 environ. Fleurons blanc rosé .... 1. *A. cancellata*

3'. Présence de ligules rayonnantes pourpres ou jaunes. Appendice des bractées internes de plus de 2 mm de large à la base. Bractées de l'involucre supplémentaire, au nombre de 5 environ, étroitement appliquées à la base contre l'involucre interne. Fleurons pourpres ou jaunes.

4. Capitules de 0,9 cm de diamètre. 9-11 ligules rayonnantes .... 2. *A. prolifera*

4.' Capitules supérieurs à 1,8 cm de diamètre. 12-15 ligules rayonnantes ..... 3. *A. serrata*

2'. Bractées de l'involucre interne terminées par une pointe. Feuilles rigides à lobes épineux. Pappus de 17-60 soies sur 1-3 rangs. Plantes annuelles ou vivaces.

5. Pappus de 50-60 soies disposées sur 2-3 rangs. Plantes vivaces ou annuelles.

6. Plante vivace à fleurs jaunes, les externes étant des ligules plus ou moins rayonnantes. Feuilles à épines jaunâtre crême. Soies plumeuses jusqu'au sommet ...... 4. *A. carduus*

6'. Plante annuelle à fleurs rose pâle, les externes étant tubuleuses. Feuilles à épines rouge orangé. Soies nues au sommet .... 5. *A. delicatula*

5'. Pappus de 17-23 soies sur un rang. Plantes vivaces (chaméphytes).

7. Plantes en touffe, à tiges non ramifiées au-dessus des rosettes de feuilles qui leur donnent un aspect de hérisson. Fleurons roses.

8. Capitules peu nombreux, globuleux, de 1,5-1,9 cm de diamètre, 60-flores et plus, dégagés ou noyés dans les feuilles, persistants sur la tige à la fructification. Feuilles planes de plus de 2,8 cm de long .... 7. *A. caespitosa*

8'. Capitules très nombreux, sessiles, cylindriques, étroits, de 0,25-0,35 cm de diamètre, 3-15-flores, toujours noyés dans les feuilles, caducs à la fructification. Feuilles plus ou moins pliées en cornière, courtes, de moins de 1,5 cm de long .... 8. *A. polycephala*

7'. Plantes à tiges ramifiées, chaque rameau étant terminé par un capitule. Fleurons rose pâle à blancs.

9. Gros capitules (1-2 cm de diamètre) à bractées de l'involucre interne larges, luisantes. .... 11. *A. phaeolepis*

9'. Capitules plus petits (0,5-1 cm de diamètre) à bractées de l'involucre interne étroites, tomenteuses.

10. Capitules cylindriques involucrés par 2-3 bractées non appliquées (de l'involucre supplémentaire). Feuilles supérieures à 2-5 lobes épineux ...... 9. *A. serratuloides*

10'. Capitules campanulés involucrés par 5-6 bractées appliquées, sur leur moitié inférieure au moins, contre l'involucre interne. Feuilles supérieures à 4-7 lobes épineux. .... 10. *A. echinata*

Clé des sous-genres et sections

1. Bractées munies d'un appendice scarieux. Présence d'un anneau de poils collecteurs sous les branches du style. Grains de pollen à exine ornée d'épines émoussées. Pappus à 20 soies sur un rang. Annuelles .... Subg. *Atractylis*

1'. Bractées internes portant une pointe effilée. Absence d'anneau de poils collecteurs sous les branches du style. Grains de pollen à exine ornée d'épines nettes. Pappus à 17-70 soies disposées sur 1-3 rangs. Annuelles ou vivaces .... Subg. *Spadactis*

2. Pappus à 50-60 soies sur 2-3 rangs. Franges des eubractées effilées .... Sect. *Spadactis*

2'. Pappus à 17-23 soies sur un rang. Franges des eubractées en fuseau au sommet.

3. Anthères à caudicules ciliées et appendice terminal acuminé .... Sect. *Cirsellium*

3'. Anthères à caudicules dentées à lisses et appendice terminal en ogive étroite. Sect. *Anactis*[1]

1. L'étude de la sexualité des espèces de la section *Anactis* reste encore à faire. Les informations disponibles sont fragmentaires et faute d'un matériel suffisant, nous n'avons pu aborder le problème. Pomel (1875) indique que les capitules de *A. echinata* et *A. phaeolepis* sont dioïques par avortement. Battandier (1889) précise que chez cette dernière espèce, « les capitules fertiles sont 2-3 fois plus gros, ovoïdes ». D'autre part, Cosson (*in* Cosson & Kralik, 1857) décrit ainsi les capitules d'*A. serratuloides* : « capitulis parvulis, multi- et oequalifloris, homogamis, hermaphroditis ovato-cylindricis, vel abortu masculis neutrisve brevioribus subcampanulatis ». Les capitules que nous avons pu observer (d'*A. serratuloides*) étaient à fleurons périphériques femelles avec des étamines stériles.

Sous-genre ATRACTYLIS

— *Acarna* ALLIONI, Fl. Pedemont. 1 : 153 (1785).

ESPÈCE-TYPE : *Atractylis cancellata* L.

1. **Atractylis cancellata** L. — Fig. 7, *1*.

Sp. pl. 2 : 830 (1753).
— *Acarna cancellata* (L.) ALLIONI, Fl. Pedemont. 1 : 153 (1785).
— *Carthamus cancellatus* (L.) LAM., Dict. 1 : 639 (1785).
— *Cirsellium cancellatum* (L.) GAERTN., Fruct. 2 : 454 (1791).

TYPE (syntypes) : Espagne, Sicile et Crète (*Herb. Linné 971/4*, photo !).

AMPLITUDE BIOCLIMATIQUE (Fig. 6, *2*) : La var. *cancellata* se rencontre dans les étages subhumide, semi-aride et aride avec m compris entre 2 et 9,6° C. La var. *eremophila* occupe des zones plus arides (étages aride et saharien) mais supporte mieux le froid (m compris entre — 1° C et 7,3° C). L'aire de la zone de recouvrement est susceptible d'être modifiée car la détermination de la variété pose souvent des problèmes. D'après les récoltes faites en Libye, JEFFREY (1979) met ces 2 variétés en synonymie.

OBSERVATIONS : Il serait souhaitable que d'autres méthodes que la morphologie classique précisent les définitions des 2 variétés. Selon HUMPHRIES et al. (1978), un comptage chromosomique chez un spécimen rattaché à la var. *cancellata* (gorges de Moulay Brahim, près d'Asni, 1100 m) a donné : n = 10. A notre connaissance, la var. *eremophila* n'a jamais fait l'objet d'investigation cytogénétique.

CLÉ DES VARIÉTÉS

1. Bractées de l'involucre supplémentaire toutes écartées de l'involucre interne, plus longues que lui et évocant une cage .... α. var. *cancellata*
1'. Bractées de l'involucre supplémentaire appliquées contre l'involucre interne (parfois quelques-unes un peu écartées) et à peu près aussi longues que lui .... β. var. *eremophila*

α. **Atractylis cancellata** var. **cancellata.**

— *Atractylis cancellata* var. *typica* MAIRE, Cat. Pl. Maroc, 3 (1934).

HABITAT : Clairières des forêts, pâturages, champs incultes de la plaine et des basses montagnes, jusque vers 1700 m (Cat.).

DISTRIBUTION AU MAROC. — TANGER-RIF-TAZEKKA : Tanger, *Salzmann* (P); Zinate, Avr. 1912, *Pitard 1958* (P); près des grottes d'Hercule, 1912, *Pitard 1960* (P); Tetouan, Juin 1851, *Ball* (P); callitriaie près d'Aknoul, 1000 m, *Maire* (RAB); route de Talembote, Juin 1986 (DPE); Bab-Taza, Nov. 1986



Fig. 7. — **1, Atractylis cancellata** var. **cancellata** (Demnate) ; **2, Atractylis prolifera** var. **prolifera** (embranchement de la route de Meski) ; **3, Atractylis serrata** (steppe entre Sidi-Aïssa et Sidi-Adjerass, Algérie, MPU) ; **4, Atractylis carduus** (Erfoud).

(DPE). — Région de Rabat : Rabat, coteaux herbeux, Avril 1924, *Jahandiez 18* (P); Oued Nififik, rochers de reboisement, Avril 1947, *Sauvage* (RAB). — Chaouia-Doukkala : Casablanca à el-Hank, 1912, *Pitard 1957* (P); Mont Sahal, près Settate, Mai 1912, *Pitard 1961* (P); bord du lac de barrage de l'Oued Mellah, Oct. 1985 (DPE); Berrechid, 1956, *Laisney* (RAB). — Abda-Haha : Essaouira, Avril 1867, *Balansa* (P); Jbel Hadid, 1886, *Ibrahim* (P); Iklaben, Ida-ou-Issaren, Mai 1887, *Ibrahim* (P). — Moyen Sebou : Meknès, Juin 1918, *Benoist 557* (P); Fès, plaine de l'Oued Reddem, Mai 1888, *Grant* (P); Aïn-Cheggag, Mai 1913, *Pitard 2124* (P); Ouezzane, Juin 1986 (DPE). — Zaer : Ben-Slimane, rocailles gréseuses, Janv. 1986 (DEP). — Moyen Oum-Er-Rbia : Kasba-Tadla, Avril 1921, *Jahandiez* (RAB); Piste Takjalt, côte 612, Sept. 1978, *Mathez* (RAB). — Haouz-Rehamna : Skhour-Rehamna, Jbilet, rocailles gréseuses, Chichaoua, et palmeraie de Marrakech, Juin 1986 (DPE). — Moyen Atlas-Ayachi : Ouaouizarhte, Mai 1985 (DPE); Zaouia-ech-Cheikh, Mai 1986 (DPE). — Seksaoua : vallée de l'Imi-n-Tanoute, en aval de Tiouli, Mai 1952, *Sauvage* (RAB). — Haut-Atlas Central : pente sous Tadderte, *L'Hermitte* (P); au-dessus d'Amismiz, Junipéraie, Juin 1986 (DPE); gorges de Moulay-Brahim, près d'Asni, 1100 m, 1978, *Bocquet 11020* (ZT); plateau d'Asni, 1300 m, Juin 1959, *Sauvage* (RAB). — Mgoun : Demnate, 1921, *Maire* (MPU). — Anti Atlas : Toufelaste, 1250 m, rocailles calcaires, Avril 1931, *Emberger* (RAB); Irherm, 1700 m, 1932, *Jahandiez & Weiller* (RAB); Jbel Tazeroualt, Nord-Est, 1876, *Mardochée* (P); entre Bou-Izakarne et el-Tleta-des-Aknou, Avr. 1953, *Vindt* (RAB). — Nkor-Trifa : Mellila, Juin 1939, *Sennen* (RAB); Berkane, 300 m, broussailles, 1928, *Maire* (MPU); Martimprey-du-Kiss, 600 m, pelouse rocailleuse, 1930, *Faure* (P); Cala-Iris, Nov. 1986 (DPE). — Atlas Tellien : Bni-Snassen, au Nord-Ouest de Refga-du-Zeggel, 1930, *Faure* (RAB).

β. **Atractylis cancellata** var. **eremophila** Braun-Blanquet & Maire.

Mém. Soc. Sc. Nat. Maroc 8 : 234 (1924).
— *Atractylis cancellata* subsp. *glomerata* Caball., Trab. Mus. Cienc. Nat. Madrid 28 : 30 (1935). Battandier (Suppl. Fl. Algérie, Phanérogames : 57, 1910) avait déjà distingué cette plante, mais sans la nommer.

Type : *Maire s.n.*, Maroc oriental à Sfissif (ou Sifsif), 1921 (holo-, MPU!).

Habitat : Pâturages pierreux arides.

Distribution au Maroc. — Région de Rabat : pentes marneuses de la vallée du Bou-Regreg, près Salé, Mai 1950, *Sauvage* (RAB). — Abda-Haha : Jbel Amsitten, Mai 1877, *Ibrahim* (P). — Souss : Agadir, plateau pierreux à Euphorbes cactoïdes, Août 1952, *Vindt* (RAB); Ida-Oubakil, 1875, *Mardochée* (P); Tiznit, Avr. 1922, *Maire* (RAB). — Moyen Oum-Er-Rbia : entre el-Kelaâ-Skharna et Sidi-Zioune, *Nègre* (RAB). — Haouz-Rehamna : au-dessus du barrage L.-Zaouia-Takerkoust, Juin 1986 (DPE); 131 km Sud d'el-Jadida, plateau calcaire, Juin 1986 (DPE). — Anti Atlas : Kerdous, rochers arénacés, 1000 m, Juin 1933, *Maire* (MPU); Tifermite, 1876, *Mardochée* (P); Ida-Ousemlal, 1875, *Mardochée* (P); Ifni, 1935, *Caballero* (Cat.); Tizi-Mlil, près Tafraoute, 1800 m, terrain inculte sur rocaille volcanique, Mai 1980, *Charpin* (RAB). — Maroc Oriental : Sfissis, 1921, *Maire* (MPU); Semouna-Bérard, 1921, *Maire* (MPU); Aïn-Bni-Mathar, Févr. 1981 (DPE); environs de Midelt, Juil. 1923 (MPU). — Atlas Saharien : Zareg-Touil, 1250 m, *Maire* (RAB); Jbel ech-Chabir, 1300 m, Avr. 1955, *Vindt* (RAB); Jbel Grouz, 1913, *Pitard 3496* (P); Jbel el-Maïz et Jbel Araïra, 1000-1500 m, 1913, *Pitard* (RAB). — Sahara Occidental : près Tinerhir, 1300 m, 1932, *Maire* (MPU); rebord du plateau Sud de Meski, Mai 1986 (DEP); Foum-Zguid, rochers arénacés, 700 m, 1932, *Maire* (MPU).

Remarque : Variété non déterminée en raison des caractères peu nets sur l'échantillon. — Sahara Occidental : Dra, sable maritime sur la falaise d'Aourioura, *Chalot et al.*, Avr. 1946 (RAB).

2. **Atractylis prolifera** Boissier. — Fig. 1 ; 7, *2*.

Diagn. Pl. Orient. 8 : 96 (1849).

TYPE : *Boissier s.n.*, Sud de Gaza, dans les sables, Egypte, Avril 1846 (holo-, G).

HABITAT : Pâturages sablonneux et rocailleux, parfois dayas (Cat.).

AMPLITUDE BIOCLIMATIQUE : Etages aride et saharien, avec m compris entre 1 et 9° C.

CLÉ DES VARIÉTÉS

1. Fleurs ligulées pourpres .... α. var. *prolifera*
1'. Fleurs ligulées jaune soufre plus ou moins pâle .... β. var. *sulfurea*

α. **Atractylis prolifera** var. **prolifera**.

DISTRIBUTION AU MAROC. — SAHARA OCCIDENTAL : Jbel Aferdou, er-Rachidia, rocailles, Mai 1980, *Aberlin* (RAB); entre er-Rachidia et Goulmima, km 45, hamada, Mai 1980, *Aberlin* (RAB); embranchement de la route de Meski, échantillon avec mutation : absence de paillettes sur le réceptacle, Mai 1986 (DPE); 20 km Sud d'er-Rachidia, Avr. 1985 (DPE); plateau au Nord-Ouest de Ouarzazate, Juin, 1986, *Cuzin & Petit* (DPE); hamada de la Daoura, kreb près de Hasi-Mahjez et de Hasi-Chaamba, 1954, *Guinet & Sauvage* (RAB); hamada du Dra, Oum-el-Assel, sur calcaire ensablé et sur kreb (FHsm); Oued el-Ardja, 1913, *Pitard 3500* (P).

β. **Atractylis prolifera** var. **sulfurea** Petit, *var. nov.*

A typo varietatis differt ligulae luteae, nec purpureae.

TYPE : *Petit s.n.* (= *RAB 61285*), 37 km Sud de Marrakech, au-dessus du barrage Zaouïa-L.-Takerkoust, 7.6.1986 (holo-, RAB).

Cette station se trouvant à proximité d'un poste de relevé météorologique, nous pouvons préciser les valeurs des paramètres suivants : m = 5° C et Q_2 (coefficient pluviothermique d'Emberger) = 29,5 ce qui correspond à l'étage aride avec hiver tempéré.

OBSERVATIONS : Nous avons hésité sur le rang à attribuer à ce taxon (forme, variété ou sous-espèce). Cette plante est isolée géographiquement des plantes du Sud de l'Atlas à ligules pourpres. Toute la population était homogène du point de vue de la coloration (jaune pâle à soufre). Les populations à ligules pourpres que nous avons rencontrées (var. *prolifera*) sont toujours homogènes. Comme il s'agit de la différence la plus marquante qui nous ait été accessible, le rang de variété a été choisi. Des études complémentaires sont nécessaires pour connaître les limites de l'extension de la nouvelle variété. Il serait également souhaitable d'effectuer des tests de pollinisation croisée avec la var. *prolifera* et la var. *albiflora* Cav. ex Pamp. (de Cyrénaïque) pour appréhender les degrés d'isolement respectifs de ces taxons.

RÉPARTITION MONDIALE DE L'ESPÈCE : Tout le Nord de l'Afrique, du Maroc à l'Égypte, Sinaï, Palestine.

3. **Atractylis serrata** Pomel. — Fig. 7, *3*.

Mat. Fl. Atlant., Bull. Soc. Climat. Alger : 20 (1874).

TYPE : *Pomel s.n.*, Djebel Kosni, au Sud de Tiaret, lieux rocheux et arides des hautes steppes, 17.6.1860 (holo-, MPU!).

HABITAT : Pâturages rocailleux (Cat.).

BIOCLIMATOLOGIE : Les données sont trop fragmentaires pour proposer des indications valables (probablement étage semi-aride et/ou aride). Plante à rechercher.

DISTRIBUTION AU MAROC. — MOYEN ATLAS-AYACHI : Skoura, colluvions gypseuses, Août 1957, *Pujos* (RAB). — MAROC ORIENTAL : Safsafat, steppe rocailleuse calcaire, *Maire* (Cat.); Midelt, *Nain* (RAB); BATTANDIER signale (*in sched.*) que la plante a les akènes et l'indument plus blancs que ceux de la plante d'Algérie; Haut-Msoun à Kheneg-Hasi-Madlane, 1949, *Pasquier & Rungs* (RAB).

RÉPARTITION MONDIALE : Algérie, Tunisie, et Maroc.

Sous-genre SPADACTIS (Cass.) Petit, Bull. Soc. Bot. France, 1988, sous presse.

ESPÈCE-TYPE : *Atractylis carduus* (Forssk.) Christ.

Sect. SPADACTIS (Cass.) DC., Prodr. 6 : 550 (1837).

4. **Atractylis carduus** (Forssk.) Christ.

Dansk. Bot. Ark. 4 (3) : 27 (1922).

— *Centaurea carduus* FORSSK., Fl. Aeg. Arab. : 152 (1775).
— *Atractylis flava* DESF., Fl. Atlant. 2 : 254 (1799). Type : *Desfontaines s.n.*, Tunisie, Sfax, dans les sables (holo-, P!).
— *Spadactis flava* (DESF.) CASS., Dict. 47 : 510 et 50 : 51 (1827).
— *Atractylis « humilis »* VAHL, Symb. 1 : 68 (1790), *non* L.

TYPE : *Forsskål s.n.*, Alexandrie (holo-, C).

CLÉ DES VARIÉTÉS

1. Feuilles et tiges densément aranéeuses .... α. var. *carduus*
1'. Feuilles et tiges glabrescentes .... β. var. *glabrescens*

α. **Atractylis carduus** var. **carduus.**

HABITAT ET DISTRIBUTION : Non signalé au Maroc. Selon COSSON (1857), cette variété atteint sa limite occidentale en Tunisie.

β. **Atractylis carduus** var. **glabrescens** (Boiss.) Täckh. & Boulos. — Fig. 7, *4*.

Suppl. Notes to Student Fl. Egypt (1972).
— *Atractylis flava* var. *glabrescens* Boiss., Fl. Orient. 3 : 452 (1875).
— *A. citrina* Cosson & Kralik, Bull. Soc. Bot. France 5 (4) : 361 (1857).

Type : *Boissier s.n.*, désert égyptien, Arabie Pétrée (G-BOIS).

Habitat : Pâturages rocailleux et sablonneux désertique (Cat.).

Amplitude bioclimatique : Etage saharien avec m compris entre — 1 et 6° C (Fig. 9, *1*).

Distribution au Maroc. — Maroc Oriental : Outat-Oulad-el-Hajj, Août 1954, *Emberger* (RAB). — Sahara Occidental : Erfoud, Mai 1986 (DPE); Tazouguert, rochers, vallée du Guir, Juin 1986, *Séguignes* (DPE).

Répartition mondiale de l'espèce : Turquie, Syrie, Palestine, Sinaï, Arabie, Baluchistan, tout le Nord de l'Afrique, du Maroc à l'Egypte.

5. **Atractylis delicatula** Batt. & L. Chevall. — Fig. 8, *1*.

Bull. Herb. Boiss. : 773 (1903).

Type : La planche de l'herbier MPU contient 2 échantillons récoltés par Chevallier avec pour seule mention Sud. Il s'agit certainement des environs de Biskra. La plante du haut, notée A, est désignée ici comme lectotype; celle du bas, notée B, est un isolectotype.

Habitat : Pâturages rocailleux désertiques (Cat.). Sables superficiels des dayas et rocailles (FHsm).

Amplitude bioclimatique : Etage saharien avec m compris entre 0,3 et 8° C.

Distribution au Maroc. — Anti Atlas Occidental : entre Fask et Goulimine, 350-450 m, sol siliceux, Avril 1934, *Emberger* (RAB); environs de Fask, plaine rocailleuse, 1938, *Ollivier* (MPU). — Sahara Occidental : daya au voisinage de la sebkhet Oum-ed-Debâ, Sud-Ouest de Tarfaya, 1974, *Mathez & Sauvage* (RAB); hamada du Dra, daya entre Tinfouchi et Zegdou (FHsm); Hamada de la Daoura, kreb près de Hasi-Mahjez (FHsm); rochers près de l'oasis Tarda, entre Goulmima et er-Rachidia, sol calcaire, 1050 m, non fleuri, Avr. 1933, *Maire* (MPU); entre Aït-Ben-Haddou et Tiounine, 1300 m, sol arénacé, Mai 1932, *Maire* (MPU); er-Rachidia, Mai 1927, *Humbert* (MPU); 5 km Nord er-Rachidia, Erfoud, rebord du plateau Sud de Meski, Mai 1986 (DPE); 25 km Est de Tinerhir, Boulemane, 20 km avant Semrir, Mai 1986 (DPE); 20 km Est de Skoura, Mai 1986 (DPE); Ouarzazate, Févr. 1936, *Emberger* (RAB); entre Goulmima et Erfoud, hamada, Mai 1980, *Aberlin* (RAB); Jbel Tifernine, rocaille (Maubert, 1983).

Répartition géographique : Endémique algéro-marocaine.

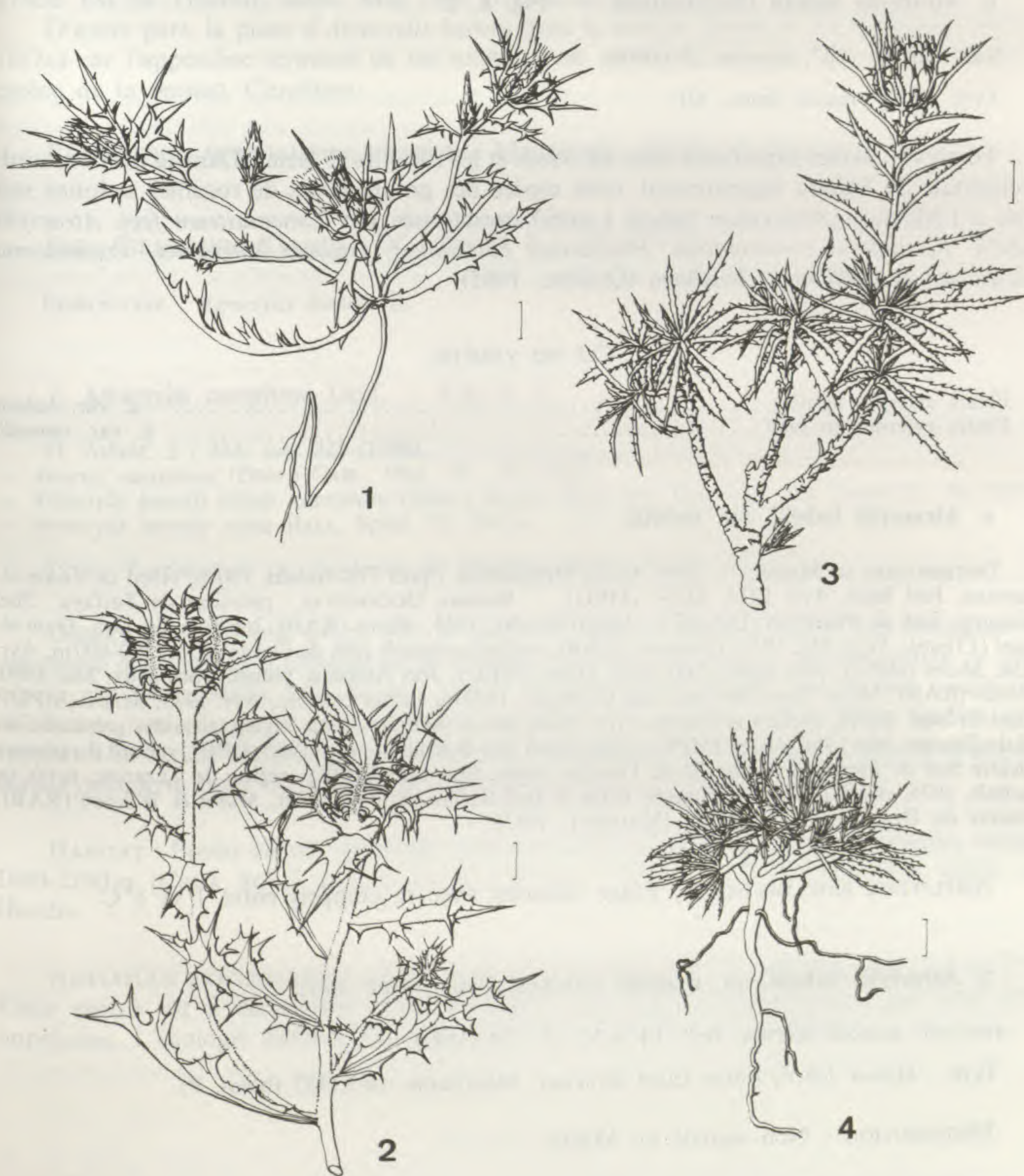


Fig. 8. — **1, Atractylis delicatula** (rebord du plateau de Meski); **2, Atractylis babelii** (10 km Nord d'Er-Rachidia); **3, Atractylis caespitosa** var. **caespitosa** (5 km Nord Ouest de Boulemane); **4, Atractylis polycephala** (Djelfa, Algérie, *herb. Battandier*, MPU).

6. **Atractylis babelii** Hochreutiner. — Fig. 8, *2*.

Sud oranais : 207, planche 22 (1914).

TYPE : Sud oranais (holo-, G).

HABITAT : Sables superficiels dans les oueds et les rocailles (FHem). Dans la portion nord-occidentale du Sahara septentrional, cette espèce des groupements de rocailles a donné son nom à l'Alliance (*Atractylion babelii* Lemée) caractérisée par *Limoniastrum feei, Atractylis babelii, Perralderia coronopifolia, Pituranthos battandieri, Fagonia longispina, Trichodesma calcaratum* et *Gaillonia reboudiana* (QUÉZEL, 1965).

CLÉ DES VARIÉTÉS

1. Fleurs externes ligulées .... α. var. *babelii*
1'. Fleurs externes en tube .... β. var. *monodii*

α. **Atractylis babelii** var. **babelii.**

DISTRIBUTION AU MAROC. — ANTI ATLAS MÉRIDIONAL : près Tizi-Anbed, 750 m, Nord de Foum-el-Hassane, Jbel Bani, Avr. 1935, *Maire* (MPU). — SAHARA OCCIDENTAL : province de Tarfaya : Jbel Tassoute, Sud de Messeyed (Cat.p.T.); Agadir-Tissint, 1941, *Maire* (RAB); hamada du Dra, Oum-el-Assel (FHsm); Tata, Mai 1932, *Emberger* (RAB); rochers arénacés près de l'oasis Akka, 500-600 m, Avr. 1934, *Maire* (MPU); près Agdz, Juin 1939, *Maire* (MPU); Jbel Aferdou, plateau rocailleux, Mai 1980, *Aberlin* (RAB); Mont Gara-Mdouar, Sud d'Erfoud, 1950 m, rocher calcaire, Avr. 1933, *Maire* (MPU); Mont Erfoud, 950 m, rochers arénacées, Avr. 1933, *Maire* (MPU); Mont Figuig, rocailles gréseuses, au col de Zenaga, Mai 1918, *Maire* (MPU); 5 km Nord d'er-Rachidia, Nov. 1985 (DPE); rebord du plateau calcaire Sud de Meski et 17 km Est de Tinerhir, sable, Mai 1986 (DPE); région de Tazarine, route de Tarbalt, 1975, *Atbib* (RAB); Montagne entre le Jbel Sarhro et le Tafilalet, *Maire & Wilczek* (RAB); Couloir du Dra, bassin de Zagora (MAUBERT, 1983).

AMPLITUDE BIOCLIMATIQUE : Etage saharien avec m compris entre 1 et 6° C.

β. **Atractylis babelli** var. **monodii** (Arènes) Petit, *comb. nov.*

— *Atractylis monodii* ARÈNES, Bull. I.F.A.N. 15 : 59 (1953).

TYPE : *Monod 10610*, Adrar Oued Swarwar, Mauritanie, 10.3.1952 (holo-, P).

DISTRIBUTION : Non signalé au Maroc.

OBSERVATIONS : Cette variété ne diffère guère du type que par l'absence de fleurs ligulées externes, ce qui ne saurait constituer une différence spécifique. Pour ce qui est du port (tiges très rameuses et hauteur de 3 dm), cette variété ne se différencie pas de la variété-type : chez celle-ci, tous les intermédiaires existent entre les plantes à capitule unique terminal et les

plantes extrêmement ramifiées à plus de 40 capitules (échantillon provenant de la localité 17 Km Est de Tinerhir, sable, Mai 1986 (DPE), en particulier).

D'autre part, la place d'*Atractylis babelii* dans la section *Spadactis* est incertaine (PETIT, 1987*a*) car l'appendice terminal de ses anthères est acuminé, caractère qui rapproche cette espèce de la section *Cirsellium*.

RÉPARTITION MONDIALE DE L'ESPÈCE : Mauritanie, Algérie et Maroc.

Sect. CIRSELLIUM (Gaertn.) DC., Prodr. 6 : 550 (1837).

ESPÈCE-TYPE : *Atractylis humilis* L.

7. **Atractylis caespitosa** Desf. — Fig. 8, *3*.

Fl. Atlant. 2 : 254, *tab. 225* (1799).
— *Anactis caespitosa* (DESF.) CASS., Dict. 50 : 56 (1827).
— *Atractylis humilis* subsp. *caespitosa* (DESF.) MAIRE, Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord 22 : 52 (1931).
— *Atractylis humilis sensu* BALL, Spicil. Fl. Maroc : 519 (1878), *non* L.

TYPE : *Desfontaines s.n.*, au-dessus de Tlemcen, 1050 m (holo-, P!).

OBSERVATION : Nous avons pris le parti, en suivant MEUSEL (1968), de distinguer *A. caespitosa* d'*A. humilis* d'Espagne et du Sud de la France. En effet, *A. humilis* diffère de cette espèce par ses capitules plus étroits, jamais noyés dans les feuilles, ses feuilles caulinaires inférieures non planes et non densément agglomérées en hérisson, ses fleurs ligulées (par rapport à la variété *radians*) plus nombreuses. Elle diffère en outre par son type biologique : hémicryptophyte pour *A. humilis* et chaméphyte pour *A. caespitosa*.

HABITAT : Forêts claires, pâturages pierreux arides, steppes, plaines et montagnes sèches, 1000-2200 m (Cat.). Sol à texture limono-sableuse (MEDIOUNI & BOUZENOUNE, 1983), en éboulis.

AMPLITUDE BIOCLIMATIQUE : Etage aride à semi-aride avec m compris entre — 1 et 2° C. Cette espèce est à rechercher pour déterminer ses limites bioclimatiques qui sont trop imprécises. L'écologie différentielle des variétés est à étudier également.

CLÉ DES VARIÉTÉS

1. Feuilles glabres, ainsi que les tiges.
   2. Absence de ligules rayonnantes .... α. var. *caespitosa*
   2'. Présence de ligules rayonnantes .... β. var. *radians*

1'. Feuilles et tiges tomenteuses ; absence de ligules rayonnantes ; feuilles plus larges. γ. var. *incana*

α. **Atractylis caespitosa** var. **caespitosa**.

— *Atractylis humilis* subsp. *caespitosa* var. *eucaespitosa* Maire, (Cat.) 1934.

DISTRIBUTION AU MAROC. — ATLAS TELLIEN : 36 et 52 km Sud d'Oujda, Avr. 1981 (DPE). — MAROC ORIENTAL : Aïn-Bni-Mathar et 10 km plus au Sud ; 4 km Nord de Tendrara, Avr. 1981 (DPE) ; Sud-Ouest de Bouchared, 1120 m, Avr. 1983, *Fennane* (RAB). — MOYEN SEBOU : vallée du Mdez, un peu en aval de Skoura, Mars 1958, *Sauvage* (RAB). — MOYEN ATLAS-AYACHI : Tizi-n-Touzline, entre Aït-Mesrouh et Aït-Ouafela, Nov. 1986, *Cuzin* (DPE) ; 5 km Nord-Ouest de Boulemane, Nov. 1986 (DPE) ; cuvette du Permo-Trias de Souk-el-Tleta-d'Ichemrarn, Avr. 1952 (RAB). — SEKSAOUA : Nord-Ouest d'Argana, à Isk-Rached, sol rouge méditerranéen, 1400 m, Mai 1974, *Peltier* (RAB) ; Tizi-Machou, 1500 m, 1952, *Sauvage* (RAB). — HAOUZ : signalé dans Cat. mais non confirmé dans PFra. — ATLAS-SAHARIEN : localité non précisée (Cat.).

β. **Atractylis caespitosa** var. **radians** Battand.

In BATTAND. & TRABUT, Fl. Alg. 2 : 487 (1889).

TYPE : *Battandier s.n.*, Aumale, Djebel Amour, Juil. 1903 (holo-, MPU!)

CARACTÈRES SUPPLÉMENTAIRES (non indiqués dans la clé) : Plante puissante, à bractées de l'involucre interne tachées de noir au sommet, très brusquement tronquées ou émarginées ; gros capitules, hampes parfois très hautes, 3-4 dm (BATTANDIER, *l.c.* : 487, 1889).

DISTRIBUTION AU MAROC. — MOYEN ATLAS : pâturages rocailleux calcaires du Mont Taouarit-Tamokrant, 1900-2000 m, Août 1924, *Maire* (MPU). — HAUT ATLAS ORIENTAL : Taoura, 1350 m, *Maire* (RAB) ; Tizi-n-Tinrhert, 1950 m et Talsinnt, 1320 m, Mai 1987 (DPE). — ATLAS SAHARIEN : localité non précisée (Cat.). Il s'agit peut-être de la plante signalée par BALL sous le nom d'*Atractylis humilis*, près d'Aïn-Oumast, *in.* Spicil. Fl. Maroc : 519 (1878).

γ. **Atractylis caespitosa** var. **incana** Maire.

Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord 7 : 269 (1916).

LECTOTYPE (choisi ici) : *Maire s.n.*, Mir-El-Djebel, rocailles gréseuses, 1600 m, 30.6.1913 (MPU!, individu A ; iso-, MPU!, individus B, C et D, P!). L'étiquette de la planche de l'herbier MPU, qui contient 4 individus, précise : « *a typo differt foliis caulibusque plus minusve albo-lanatis* ».

DISTRIBUTION AU MAROC. — HAUT ATLAS ORIENTAL : Tizi-n-Tinrhert, 1650 m, en mélange avec la var. *radians*, Mai 1987 (DPE). — ATLAS SAHARIEN : localité non précisée (Cat.).

OBSERVATION : Variété non déterminée (mais pas *incana*) : Jbel Aït-Ougourt, Sud-Est de Keira, Mai 1867, *Balansa* (P).

RÉPARTITION MONDIALE DE L'ESPÈCE : Algérie, Tunisie et Maroc.

8. **Atractylis polycephala** Cosson. — Fig. 8, *4*.

Bull. Soc. Bot. France 4 : 480-481 (1857).

TYPE : *Reboud s.n.*, environs de Djelfa, Algérie, Juil. 1854 (holo-, P!)

HABITAT : Steppes et pâturages rocailleux, forêts claires des montagnes arides, 1200-2550 m (Cat.).

AMPLITUDE BIOCLIMATIQUE : Etages aride et semi-aride inférieur à hiver froid (m négatif jusqu'à —5° C et légèrement au-delà); supporte les zones ventées.

OBSERVATIONS : La floraison de cette espèce est plus précoce que celle d'*A. caespitosa* var. *incana* et var. *radians*. A la dissémination anémochore des akènes s'ajoute le roulage par le vent des capitules caducs. Cette double stratégie rappelle ce qui a été dit à propos de *Carlina atlantica*.

DISTRIBUTION AU MAROC. — MAROC ORIENTAL : Midelt, *Dr Nain* (Cat.). — MOYEN ATLAS-AYACHI : Annoceur, versant pierreux, 1913, *Mouret ex Pitard* (MPU), où il n'a pas été retrouvé; au pied du Mont Serhina, pâturages pierreux, 1650 m, Août 1924, *Litardière & Maire* (MPU); Aïn-Cheggag, Mai 1913, *Pitard 1492* (P); col du Larais, *Jahandiez* (Cat.); Jbel Bou-Naceur, 2500 m, Août 1954, *Emberger* (RAB). — HAUT ATLAS ORIENTAL : Mont des Aït-Mesrouh, *Humbert* (Cat.); plaine rocailleuse entre le col de Lalla-Mina et le fort de Tignamas, Haute Moulouya, Août 1954, *Emberger* (RAB); de 15 km à l'Est d'Outerbate à 5 km à l'Ouest, entre 2000 et 2500 m, Mai 1987 (DPE); du Tizi-n-Tinrhert à 17 km au Nord-Ouest de Talsinnt, au-dessus de 1600 m, Mai 1987 (DPE).

RÉPARTITION MONDIALE : Endémique algéro-marocaine.

Sect. ANACTIS (Cass.) DC., Prodr. 6 : 550 (1837).

ESPÈCE-TYPE : *Atractylis serratuloides* (Sieber ex Cass.) DC.

9. **Atractylis serratuloides** (Sieber ex Cass.) DC. — Fig. 10, *1*.

Prodr. 6 : 550 (1837).
— *Anactis serratuloides* SIEBER ex CASS., Dict. 50 : 56 (1827).
— *Atractylis microcephala* COSS. & DUR., Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 4, 1 : 240 (1854).

TYPE : *Sieber s.n.*, Palestine (holo-, G).

HABITAT : Steppes et rocailles désertiques (Cat.). Dans le Sahara nord occidental, cet *Atractylis* a donné son nom à l'Ordre des groupements de rocailles (*Gymnocarpeto-Atractyletalia*) caractérisé par *Gymnocarpos decander*, *A. serratuloides*, *Helianthemum ellipticum*, *H. lippii*, *Linaria aegyptiaca* subsp. *suffruticosa*, etc... (QUÉZEL, 1965). Sur les Hauts Plateaux ouest algériens, *A. serratuloides* se trouve en compagnie de *Thymelaea microphylla*,

Helianthemum lippii et *Marrubium deserti* sur les sols à croûte calcaire (Djebaili, 1978; Aidoud et al., 1983).

Amplitude bioclimatique (Fig. 9, *2*) : Etages aride à saharien avec m compris entre — 1 et 6° C.

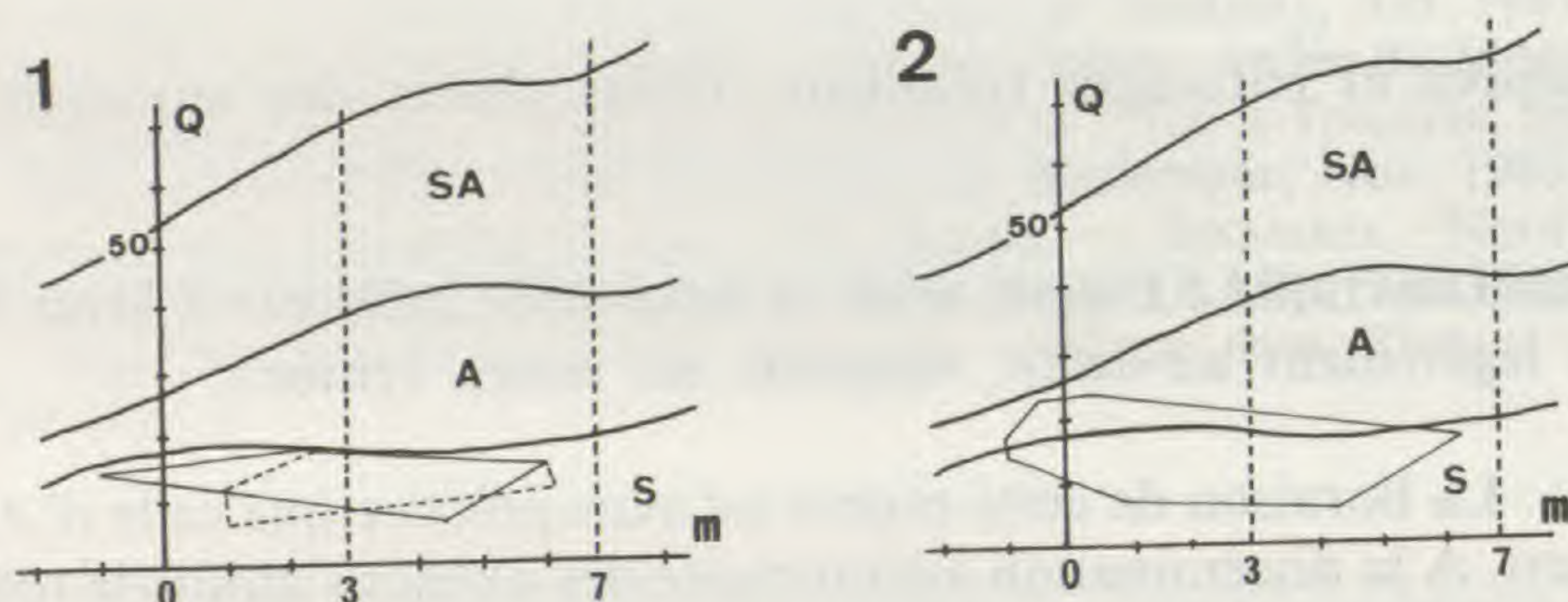


Fig. 9. — Bioclimagrammes : **1**, *Atractylis* sect. *Spadactis* (en traits pleins, *A. carduus* var. *glabrescens*; en tiretés, *A. delicatula*) ; **2**, *Atractylis serratuloides*.

Observation : Même mode de dissémination que chez *A. polycephala*. Meusel (1968) ne signalait cette particularité que pour *A. serratuloides*.

Distribution au Maroc. — Maroc Oriental : Midelt, Juil. 1925, *Humbert* (P); Guercif, Mai 1969, *Mordant 1200* (P); Taourirt, *Maire* (Cat.); Missour, steppe aride, Avr. 1925, *Jahandiez* (MPU); Haut-Msoun, Kheneg-Hasi-Madlane, 1949, *Pasquier & Rungs* (RAB); Aïn-Bni-Mathar, pente caillouteuse avec sables superficiels, Mai 1981 (DPE); Mahiridja, Ouest de Debdou, Mai 1981 (DPE); plaine de Tendit, entre Reggou et Feggou, 1949, *Pasquier & Rungs* (RAB). — Haut Atlas Oriental : gorges du Ziz, Nov. 1985 (DPE). — Sahara Occidental : 5 km Nord d'er-Rachidia et dans la ville, Avr. 1985 (DPE); Bou-Dnib, bord de l'Oued Guir, 900-1000 m, Avr. 1923, *Humbert* (MPU); Oued Aït-Aïssa, entre Bou-Dnib et Talsinnt, Nov. 1985 (DPE); Erfoud, Avr. 1985 (DPE); rebord du plateau calcaire Sud de Meski, 25 km Est de Tinerhir, Boulemane, Mai 1986 (DPE); Tizougarine, vallée du Rheris, Sud-Est de Goulmima, Juin 1954, *Vindt* (RAB); reg soltanien à proximité du Douar Ouakhim, face Nord du Sarhro, Nov. 1973, *Peltier* (RAB); reg entre Mzizel et Riche, *Maire* (RAB); entre Erfoud et Bou-Dnib, sol calcaire, 950 m, corolle jaune pâle, Avr. 1933, *Maire* (MPU); hamada du Dra, Nord d'Arigat-Assabaï, Mars 1951, *Guinet & Sauvage 505* (P); Bent-Hazim, Sud de Gourrama, 1500-1700 m, Août 1926, *Humbert* (P); Oued Oum-el-Assel (FHsm).

Répartition mondiale : Tout le Nord de l'Afrique, du Maroc à l'Egypte, Israël.

10. **Atractylis echinata** Pomel. — Fig. 10, *2*.

Nouv. Mat. Fl. Atlant. : 274 (1875).

— *Atractylis diffusa* Cosson, Bull. Soc. Bot. France 4 : 396 (1857), *nom. nud.*

Lectotype : *Pomel s.n.*, Kosni, Algérie, 17.6.1860 (MPU!; iso-, P!). L'étiquette précise : « *aff. phoeolepides differt caulibus longioribus calathida squamis aequaliter spinoso-mucron. arachnoidis, non coloratis* ».

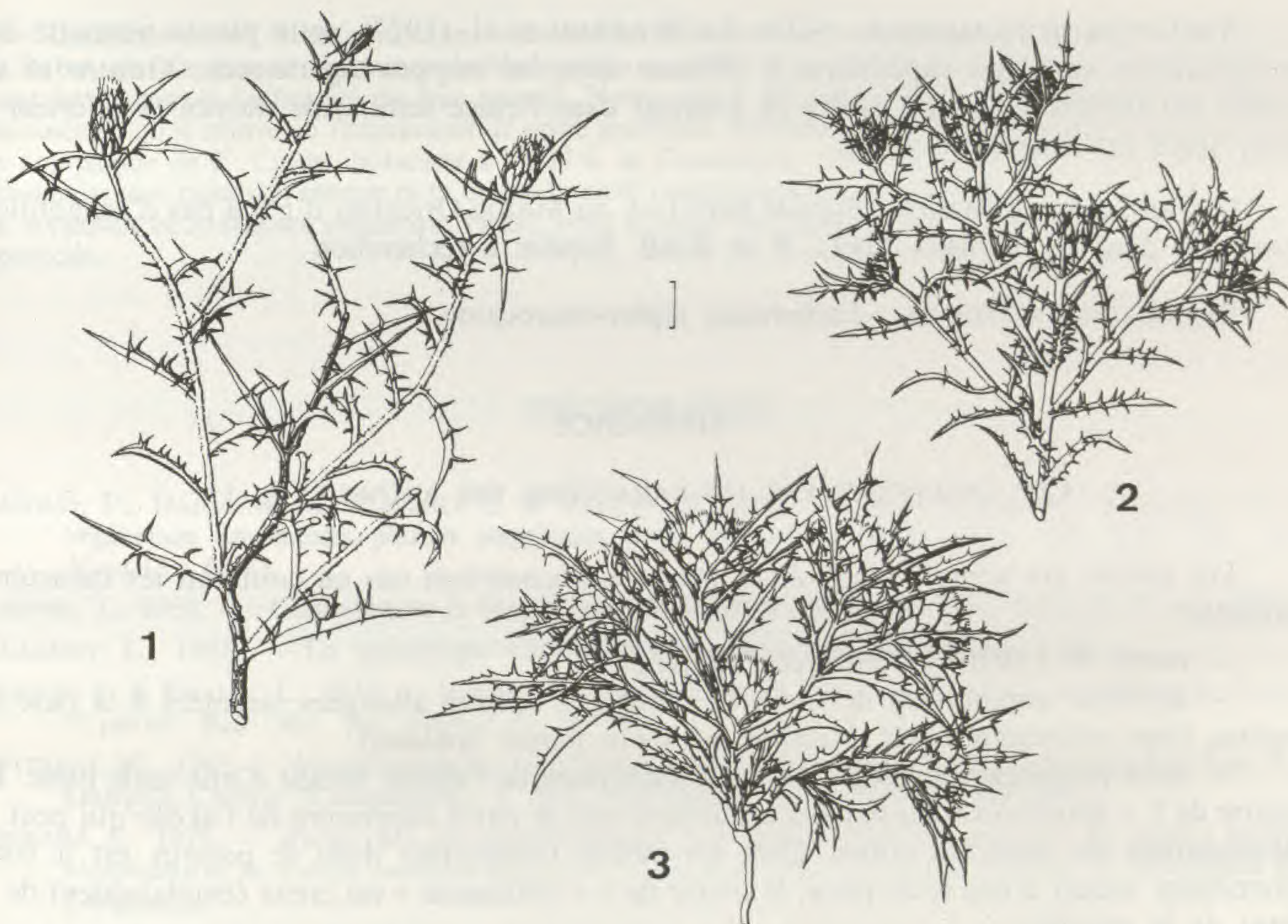


Fig. 10. — **1, Atractylis serratuloides** (1.5.1986, 5 km Nord d'Er-Rachidia); **2, Atractylis echinata** (Boghar, Algérie, *herb. Battandier*, MPU); **3, Atractylis phaeolepis** (environs de Djelfa, Algérie, *herb. Battandier*, MPU).

HABITAT : Steppes (Cat.).

AMPLITUDE BIOCLIMATIQUE : Très approximativement connue (étages semi-aride inférieur à saharien supérieur, avec m de — 1 à 4° C).

DISTRIBUTION AU MAROC. — MAROC ORIENTAL : Taourirt, Juin 1916, *Ducellier* (MPU); entre la Moulouya et Msoun, 1942, *Chavagnac 42* (Cat.). — SAHARA OCCIDENTAL : Figuig, Mai 1922, *D'Alleizette* (RAB); près de Goulmima, Juin 1939, *Maire* (RAB).

RÉPARTITION MONDIALE : Algérie, Maroc et Libye. Espèce à rechercher au Maroc.

11. **Atractylis phaeolepis** Pomel. — Fig. 10, *3*.

Nouv. Mat. Fl. Atlant. : 273 (1875).

TYPE : *Reboud s.n.*, Djelfa, Algérie (holo-, MPU!).

HABITAT : Steppes (Cat.).

Amplitude bioclimatique : Selon Le Houérou et al. (1977), cette plante nécessite des précipitations annuelles supérieures à 200 mm dans les steppes algériennes. Aidoud et al. (1983) ont montré que cette espèce se trouvait dans l'étage semi-aride moyen et inférieur à hiver froid (m inférieur à 0° C).

Distribution au Maroc : Signalé dans Cat. au Maroc Oriental ; il n'y a pas d'échantillon marocain dans les herbiers MPU, P et RAB. Espèce à rechercher.

Répartition mondiale : Endémique algéro-marocaine.

APPENDICE

Clé analytique par les caractères des akènes (Fig. 1)

Les akènes des genres *Atractylis, Carlina* et *Chamaeleon* ont en commun les caractères suivants :

— corps de l'akène cylindrique fusiforme ;

— trichome comportant des poils de Nobbe (2 cellules allongées, accolées à la base au moins, l'une surmontant une 3[e] cellule courte à parois épaisses) ;

— soies plumeuses, soudées à la paroi supérieure de l'akène, tenant d'une seule pièce. Le centre de l' « entonnoir » du pappus est oblitéré par la paroi supérieure de l'akène qui peut se désolidariser du reste du corps. Chez les autres *Compositae* dont le pappus est à soies plumeuses, tenant d'une seule pièce, le centre de l' « entonnoir » est creux (emplacement de la base de la corolle).

1. Soies libres jusqu'à la base (ou à peine soudées par 2) et trichome de la paroi du corps formé de poils de Nobbe et de poils filamenteux .... *Atractylis*
   2. 18-23 soies sur 1 rang.
      3. Rachis des soies brun de la base à l'extrémité .... Section *Anactis*
      3'. Rachis blanc à l'extrémité au moins.
         4. Soies de 5-6 mm .... *A. polycephala*
         4'. Soies supérieures à 7,5 mm .... *A. caespitosa* et sous-genre *Atractylis*
   2'. Plus de 45 soies, sur 2-3 rangs .... Section *Spadactis*
      5. Soies nues à l'extrémité .... *A. delicatula*
      5'. Soies plumeuses jusqu'à l'extrémité .... *A. babelii, A. carduus*

1'. 20 phalanges de soies soudées par 3-13. Poils de Nobbe exclusivement.
   6. Phalanges de 9-11 soies sur 2 rangs, les externes étant portées par une base plus longue que les internes. Corps de l'akène 9-12 mm .... *Chamaeleon*
      7. Soies de 30-37 mm, ivoire .... *C. gummifera*
      7'. Soies de 20-25 mm, blanc neige .... *C. macrophyllus*
   6'. Phalanges de 3-13 soies sur 1 rang, toutes identiques .... *Carlina*
      8. Akènes de 8-9 mm, phalanges de 9-11 soies .... *C. atlantica*
      8'. Akènes de 1,5-4 mm, phalanges de 3-7 soies.
         9. Phalanges de 3 soies .... Section *Mitina*
            10. Corps de 3-4 mm .... *C. lanata*
            10'. Corps de 1,5-2 mm .... *C. racemosa*
         9'. Phalanges de 5-7 soies, corps de 3-4 mm .... Section *Corymbosae*

Note : On prendra bien soin d'effectuer les mesures sur des akènes non stériles.

REMERCIEMENTS : Nous remercions vivement les Conservateurs des Herbiers de l'Institut Scientifique de Rabat, de l'Institut de Botanique de Montpellier et du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris pour la chaleur et l'efficacité de leur accueil. Notre ami J. MATHEZ nous a fait l'honneur de relire le manuscrit : qu'il trouve ici l'expression de notre gratitude. Plusieurs missions ont été effectuées au Maroc en compagnie de F. CUZIN, botaniste à l'E.N.S. de Casablanca; nous lui témoignons notre affectueuse reconnaissance pour son énergie et sa bonne humeur communicatives. La compétence et le dévouement de G. AYMONIN et J. JÉRÉMIE (Muséum, Paris), pour le choix des types et aides diverses, ont été hautement appréciés.

BIBLIOGRAPHIE

AIDOUD, F., DAHMANI, M., DJEBAILI, S. & KHELIFI, H., 1983. — Essai de synthèse écologique sur la végétation des hautes plaines steppiques de la Wilaya de Saida. *Mém. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* 13 : 61-83.

ARÈNES, J., 1953. — Contribution à l'étude des Carduacées d'Afrique. *Bull. I.F.A.N.* 15 (1) : 59-71.

CHARNOT, L., 1945. — La toxicologie au Maroc. *Mém. Soc. Sc. Nat. Maroc* : 572.

COSSON, E. & KRALIK, L., 1857. — Notes sur quelques plantes rares ou nouvelles de la régence de Tunis, 5e partie. *Bull. Soc. Bot. France* 4 : 361-362.

DITTRICH, M., 1985. — Morphologische und anatomische Untersuchungen an Blüten und Früchten der Gattung Carlina (Compositae). I. Teil. *Bot. Jahrb. Syst.* 107 (1-4) : 591-609.

DJEBAILI, S., 1978. — *Recherches phytosociologiques et écologiques sur la végétation des hautes plaines steppiques et de l'Atlas saharien algériens.* Thèse Doctorat, Université Sciences et Techniques du Languedoc.

EMBERGER, L. & MAIRE, R., 1941. — *Catalogue des plantes du Maroc 4.* Alger.

FENNANE, M., MATHEZ, J., OUYAHYA, A. & RAYNAUD, C., 1986. — Eléments pour la flore pratique du Maroc, fasc. 1. FENNANE & MATHEZ ed. *Naturalia Monspel.*, ser. Bot., 50 : 5-52.

GUINET, P. & SAUVAGE, C., 1954. — Les Hamada Sud Marocaines. *Trav. Inst. Sc. Cher.* 2, série générale, Tanger : 129-131.

HUMPHRIES, C. J., MURRAY, B. G., BOCQUET, G. & VASUDEVAN, K. N., 1978. — Chromosome numbers of phanerogams from Morocco and Algeria. *Bot. Notiser* 131 : 391-406.

JAHANDIEZ, E. & MAIRE, R., 1934. — Catalogue des plantes du Maroc 3 : 791-794.

JEFFREY, C., 1979. — *In* BOULOS, L., A check-list of the Libyan flora. 3. Compositae. *Candollea* 34 : 307-332.

KRUSE, J., 1987. — Untersuchungen zur Morphologie der Involucral und Spreublätter der Gattung Carlina L. *Flora* 179 : 17-33.

LEFRANC, E., 1866. — Etude botanique, chimique et toxicologique sur Atractylis gummifera. *Bull. Soc. Bot. France* 13 : 146-157.

LE HOUÉROU, H. N., CLAUDIN, J. & POUJET, M., 1977. — Etude bioclimatique des steppes algériennes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* 68 (3-4) : 33-74.

MATHEZ, J. & SAUVAGE, C., 1974. — Catalogue des végétaux vasculaires de la province de Tarfaya. *Cahier Rech. Agr. Rabat* 33 : 117-195.

MAUBERT, 1983. — Etude floristique et phytogéographique des régions désertiques de la Haute Vallée du Draa (Maroc). *Bull. Fac. Sci. Marrakech* (Sect. Sci. Vie) 2 : 141-170.

MEDIOUNI, K. & BOUZENOUNE, A., 1983. — Les principaux concepts cartographiques et leurs applications. *Mém. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* 13 : 109-130.

MEUSEL, H., 1968. — Uber Wuchsform und Verbreitung von Atractylis humilis L. und verwandten arten. *Coll. Bot.* 7 (2), n° 47 : 799-816.

MEUSEL, H. & KÄSTNER, A., 1972. — Ubersicht zur systematischen Gliederung der Gattung Carlina. *Feddes Repert.* 83 (4) : 213-232.

MEUSEL, H. & KÄSTNER, A., 1974. — Carlina, *in Flora of Turkey*, vol. 5, Edinburgh, P. H. DAVIS ed.

MEUSEL, H. & KÄSTNER, A., 1977. — Uber einige neue oder neu einzustafende taxa von Carlina sect. Corymbosae. *Feddes Repert.* 88 (7-8) : 401-408.

MEUSEL, H. & KOHLER, E., 1960. — Die Blattbildung von Carlina vulgaris L. *Bot. Jahrb. Syst.* 79 (2) : 192-207.

NÈGRE, R., 1962. — *Petite flore des régions arides du Maroc occidental.* C.N.R.S. ed., Paris, p. 308-310.

PETIT, D., 1987*a*. — Analyse cladistique du genre Atractylis L. (Compositae, Cardueae). *Bull. Soc. Bot. France* 134, Lettres Bot. : 165-184.

PETIT, D., 1987*b*. — Note nomenclaturale sur les subdivisions du genre Atractylis L. *Bull. Soc. Bot. France* 4 : sous presse.

POMEL, A., 1875. — *Nouveaux matériaux pour la flore atlantique*, p. 273-274. Alger.

QUÉZEL, P., 1965. — *La végétation du Sahara, du Tchad à la Mauritanie.* Fisher Verlag, Masson.

REZIG, M., 1967. — *Contribution à l'étude de l'intoxication par le Chardon à glu.* Thèse Doct. Médec., Alger.

SANTI, R. & LUCIANI, S., 1978. — *Atractyloside, chemistry, biochemistry and toxicology.* Piccin Medical Book. Padova, Italie.

SAUVAGE, C., 1961. — Flore des subéraies marocaines. *Trav. Inst. Sc. Rabat*, ser. Bot., n° 22.

SAUVAGE, C., 1963. — Etages bioclimatiques. *Atlas du Maroc*, notice explicative, Rabat.

SAUVAGE, C. & VINDT, J., 1952. — *Flore du Maroc analytique, descriptive et illustrée.* Edition Internationale; Tanger 1. *Trav. Inst. Sc. Cher.* 4.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 441-444.

Note concernant deux espèces d'*Asplenium* endémiques de Madagascar : *A. gregoriae* Baker et *A. poolii* Baker

F. Rakotondrainibe

Résumé : La comparaison de 21 spécimens d'herbier ainsi que l'observation de plantes vivantes, dans la nature et en culture, permettent de conclure que *Asplenium gregoriae* Baker, *A. poolii* Baker et *A. poolii* Baker fa. *simplex* C. Chr. ne constituent qu'un seul et même taxon très polymorphe. L'auteur propose de les réunir sous le nom le plus ancien : *A. poolii* Baker.

Summary : Comparative studies of herbarium and live specimens, the latter cultivated and collected in the field, allow to conclude that *Asplenium gregoriae* Baker, *A. poolii* Baker and *A. poolii* Baker fa. *simplex* C. Chr. belong to a single, highly polymorphic taxon. Therefore the author suggests to combine them under the earliest name *A. poolii* Baker.

France Rakotondrainibe, Etablissement Supérieur des Sciences, Laboratoire de Botanique, B.P. 906, Antananarivo, Madagascar et Laboratoire de Phytomorphologie de l'E.P.H.E., 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Nous avons fréquemment rencontré dans la forêt d'Ambohitantely, formation primaire des hauts plateaux malgaches, des individus se rattachant aux 3 taxons suivants ;

— *Asplenium poolii* Baker, J Linn. Soc., Bot. 15 : 416 (1876),
— *Asplenium gregoriae* Baker, Kew Bull. : 40 (1896),
— *Asplenium poolii* Baker fa. *simplex* C. Chr., Dansk Bot. Ark. 7 : 91 (1932), ainsi que de nombreuses formes intermédiaires qui nous ont amenée à réviser la taxonomie de ce groupe d'*Asplenium*, endémique de Madagascar.

HISTORIQUE

Baker (1876, 1896), dans ses descriptions originales, sépare les deux espèces en se basant essentiellement sur le critère de la division du limbe : *A. gregoriae* possède, d'après cet auteur, des feuilles simples, entières, tandis que les feuilles de *A. poolii* sont pennées, et présentent un nombre de pennes variant de 3 à 11.

Christensen (1932) signale, par contre, que les feuilles de *A. gregoriae* peuvent être simples ou pennées (1-3 paires de pennes latérales) ; il précise également que le limbe de *A. gregoriae* est plus ou moins brusquement contracté à la base. Ce même auteur distingue, chez

A. poolii, une forme à feuilles simples (*A. poolii* fa. *simplex*) dont le limbe est longuement acuminé, gemmifère au sommet et décurrent sur le pétiole, ainsi qu'une forme pennée, également gemmifère, possédant jusqu'à 12 paires de pennes.

TARDIEU-BLOT (1958) reprend les descriptions de CHRISTENSEN mais se base, pour la distinction des 2 espèces, sur des critères plus nombreux : la structure des écailles du rhizome, la forme du limbe et le nombre de pennes latérales. Ainsi *A. gregoriae* possède sur son rhizome des écailles formées de cellules à parois épaisses, brun clair; le limbe est non décurrent sur le pétiole; la forme pennée de cette espèce possède 1 à 5 paires de pennes; les pennes latérales sont lancéolées, à base cunéiforme-arrondie et à extrémité arrondie non effilée. *A. poolii* possède, sur son rhizome, des écailles à parois ondulées, brun-sombre; le limbe est décurrent sur le pétiole; la forme pennée de cette espèce possède 2 à 12 paires de pennes; les pennes latérales sont oblongues-lancéolées, à base oblique et extrémité longuement effilée.

OBSERVATIONS

Certains de nos spécimens correspondent bien à l'une ou l'autre de ces 2 espèces mais la majorité d'entre eux associent, sur le même pied, des feuilles de différentes formes (Fig. 1). Afin de mieux comprendre la morphogenèse de ces 2 espèces, nous les avons cultivées en serre, au Laboratoire de Botanique de l'Université de Tananarive. La croissance de 3 lots d'individus a été suivie pendant 2 ans :

Le 1er lot est constitué de 9 individus qui ne possèdent, le jour de la mise en culture, que des feuilles simples (nombre de pennes latérales nul); le 2^{e} lot comprend 4 individus qui possèdent, sur le même rhizome, à la fois des feuilles simples et des feuilles pennées; enfin le 3^{e} lot est composé de 13 individus qui ne possèdent que des feuilles pennées.

La forme des feuilles nouvellement apparues a été observée et notée tous les 15 jours. Les résultats de nos observations sont les suivants :

— La forme des feuilles est extrêmement variable; sur le même pied, le limbe est parfois brusquement contracté, parfois plus ou moins atténué à la base; les pennes latérales sont tantôt arrondies à l'extrémité, tantôt plus ou moins effilées.

— La majorité des individus portent des bourgeons épiphylles, localisés à l'extrémité du limbe sur les feuilles simples, à l'extrémité des pennes latérales ou de la penne terminale sur les feuilles pennées.

— Nous constatons aussi, d'une part que tous les individus, sauf un appartenant au 1er lot, ont donné des feuilles pennées et d'autre part que le nombre de pennes par feuille a tendance à augmenter avec l'âge de l'individu. Nous en concluons que les feuilles simples ne seraient que des formes de jeunesse et que les feuilles typiques seraient pennées. Afin de vérifier cette hypothèse, nous avons mis en terre des bourgeons épiphylles situés à l'extrémité de certaines feuilles pennées; les jeunes plants obtenus au bout de 2 à 6 mois possédaient tous des feuilles simples.



Fig. 1. — **Asplenium poolii** Baker : sur le même individu, on trouve des frondes simples (a), des frondes pennées à pennes arrondies (b) et des frondes pennées à pennes lancéolées (c); le limbe est brusquement contracté (a) ou ± atténué (b, c) à la base.

CONCLUSION

Il ressort de ces observations sur le terrain comme en culture que *Asplenium gregoriae* Baker, *A. poolii* Baker et *A. poolii* Baker fa. *simplex* ne constituent qu'un seul et même taxon très polymorphe. Nous proposons de les réunir sous le nom le plus ancien, *Asplenium poolii* Baker, et nous en donnons ci-dessous, les caractéristiques.

Asplenium poolii Baker

J. Linn. Soc., Bot. 15 : 416 (1876); Icon. Pl. 17 : tab. 1645 (1886); C. Chr., Dansk Bot. Ark. 7 : 91, tab. 32 (1932); Tardieu-Blot, Fl. Madagascar, fam. 51 : 201 (1958).
— *Asplenium gregoriae* Baker, Kew Bull. : 40 (1896); Tardieu-Blot, *l.c.* : 201 (1958), *syn. nov.*
— *A. rosendahlii* C. Chr., Ark. Bot. 14 : 419 (1916).
— *A. poolii* fa. *simplex* C. Chr., Dansk Bot. Ark. 7 : 91 (1932), *syn. nov.*; Tardieu-Blot, *l.c.* : 202 (1958).

Type : *Pool s.n.*, Madagascar (holo-, K).

Rhizome dressé à frondes en touffe, portant des écailles lancéolées à bords entiers formées de cellules à parois épaisses et lumière claire. Frondes très polymorphes : pétiole long de 3 à 25 cm; frondes de jeunesse entières, à base atténuée à brièvement atténuée, cunéiforme, parfois cordiforme, extrémité longuement effilée, souvent gemmifère au sommet; les frondes suivantes sont pennées : 2 à 12 paires de pennes latérales, courtement pétiolées, à extrémité arrondie ou effilée, parfois gemmifères, pennes terminales toujours longuement effilées et gemmifères. Rachis et pétioles nus ou portant quelques rares écailles claires. Sores épais, courts, n'atteignant pas la marge, spores bilatérales, monolètes, avec une périspore portant quelques crêtes irrégulières.

Endémique de Madagascar.

BIBLIOGRAPHIE

Christensen, C., 1932. — The pteridophyta of Madagascar. *Dansk Bot. Ark.* 7, 253 p., 80 pl.

Tardieu-Blot, M. L., 1958. — Polypodiacées I. *Flore de Madagascar et des Comores*, 391 p.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, nº 4 : 445-457.

Morphogenèse foliaire du *Rhus typhina* L. (*Anacardiaceae*)

B. Jeune

Résumé : Dans la feuille de *Rhus typhina*, les caractéristiques de l'organogenèse diffèrent selon le niveau d'observation : 1. La formation des folioles, éléments de la feuille, est très précoce et implique le fonctionnement de deux centres générateurs placés en un lieu fixe, pendant une phase d'allongement régulier de l'ébauche. 2. La formation des lobes, éléments de la foliole, est au contraire tardive, comme une ondulation progressant rapidement le long du limbe. Si on néglige la référence au lieu d'initiation des éléments latéraux dans la définition du centre générateur intrafoliaire, fixe ou non selon l'utilisation de l'espace disponible, les deux processus sont en fait très semblables. On dira que, dans les deux cas, les éléments latéraux sont formés grâce au fonctionnement de centres générateurs définis par leur rythme, l'ordre et la contiguïté de leurs productions. Cette définition est alors celle donnée par Plantefol pour les centres générateurs de feuilles. Ceci souligne la profonde unité des mécanismes de croissance, au niveau de la tige, de la feuille et de la foliole.

Summary : In the leaf of *Rhus typhina* the features of organogenesis differ according to the level of study : 1. The initiation of leaflets, elements of the leaf, occurs very early and involves the functioning of two generative centres located at a fixed place, during a regular lengthening of the young leaf. 2. On the contrary, the initiation of lobes, elements of the leaflet, occurs late, as an undulation moving quickly along the lamina margin. If we ignore the place of lateral elements in the definition of the intrafoliar generative centres, fixed or not according to the use of the available space, the two processes are very similar. We say that in both cases, the lateral elements are built up by generative centres defined by their rhythm, the order and contiguity of their productions. That is the definition given by Plantefol, for leaf generative centres. This fact underlines the underlying unity of growth mechanism in the stem, the leaf and the leaflet.

Bernard Jeune, Laboratoire de Phytologie Quantitative, Université P. et M. Curie, 7, quai St Bernard, 75005 Paris, France.

INTRODUCTION

Chez les Dicotylédones, la morphogenèse foliaire, dans le plan du limbe, résulte d'un continuum d'activité méristématique (Dubuc-Lebreux & Sattler, 1980) à travers l'ensemble du phragmoblastème (Hagemann, 1982). Continuum ne signifie pas propriétés homogènes mais variations graduelles de propriétés. Le phragmoblastème, d'abord entièrement méristématique, présente ensuite un territoire de différenciation apparaissant en position apicale et qui progresse vers la base de l'ébauche (Fuchs, 1966). Parfois la différenciation est acropète (Jeune, 1983).

L'activité méristématique produit les éléments du limbe, de manière ordonnée, régulière, en général grâce au fonctionnement de centres générateurs. Ceux-ci produisent les éléments

latéraux à un rythme constant et un emplacement fixe, de manière acropète ou basipète (JEUNE, 1981). La croissance peut être complexe et présenter sur la même ébauche plusieurs modes différents. Ceci est particulièrement bien mis en évidence par MERRILL (1986) dans son étude de la croissance précoce de feuilles de germinations de frênes. Les premières feuilles, simples, diffèrent, dès le stade initium, des feuilles suivantes qui sont composées, par leur forme et leur mode de croissance. Or, il ne fait pas de doute que ces feuilles simples sont équivalentes à la foliole terminale des feuilles composées. C'est donc une preuve indirecte que l'organogenèse de la feuille composée diffère de celle de ces propres folioles, ce que nous avions reconnu dans une autre espèce du même genre (JEUNE, 1982). De manière générale, l'étude de la morphogenèse foliaire chez les dicotylédones à développement hétéroblastique confirme la complexité du phénomène d'organogenèse (KAPLAN, 1980 ; BRUCK & KAPLAN, 1980 ; KANE & ALBERT, 1982 ; MUELLER & DENGLER, 1984 ; MEDARD, 1985). A la suite d'une analyse bibliographique détaillée et récente mettant en lumière tous les aspects de cette complexité, CUSSET (1986) est amené à proposer une synthèse en profondeur de la morphogenèse du limbe, aux niveaux physico-chimique et biochimique qui seuls semblent pouvoir intégrer l'ensemble des mécanismes observés, apparemment si divers.

Pour notre part, ayant reconnu que les feuilles de *Rhus typhina* sont du même type que celles de *Fraxinus excelsior* (JEUNE, 1981) nous voudrions examiner si l'on peut ou non considérer l'organogenèse de la feuille et de ses folioles comme deux variantes d'un processus plus général.

Dans ce but, nous mesurerons le rythme et le lieu d'initiation des éléments du limbe puisqu'en dernière analyse ce sont ces caractères qui traduisent le mode de croissance des feuilles.

RÉSULTATS

L'organogenèse est la genèse d'un organe. C'est donc la production des éléments qui constituent cet organe. L'organogenèse cesse quand tous les éléments sont en place, même si la croissance n'est pas alors terminée. Nous verrons donc les périodes pendant lesquelles d'une part les folioles sont produites sur l'ébauche foliaire (organogenèse foliaire) et d'autre part les lobes sont formés sur chaque foliole (organogenèse foliolaire). Les Tableaux 1 et 2 fournissent l'ensemble des mesures utilisées dans cette étude.

TABLEAU 1 : Mesures sur 27 ébauches foliaires. L = longueur (μm) ; N = nombre de folioles ; Da = distance apex foliaire — plus proche élément latéral (μm).

L	N	D_a	L	N	D_a	L	N	D_a
260	4	154	605	14	137	1215	14	350
275	4	126	665	14	159	1265	18	247
275	4	155	670	16	165	1285	16	310
385	8	137	730	16	155	1325	18	243
440	12	121	780	16	176	1380	16	338
500	10	165	825	16	192	2120	14	675
515	14	120	845	14	245	2135	16	703
515	14	126	885	18	148	2230	18	527
550	12	137	1150	16	324	2460	14	810

Tableau 2 : Mesures sur 52 ébauches foliolaires. Mêmes explications que pour le Tableau 1. Db = distance base — plus proche élément latéral (μm).

L	N	D_a	D_b
785	6	379	231
790	6	390	220
805	7	434	236
875	14	352	137
925	8	450	236
925	10	357	230
925	10	440	247
935	10	450	203
980	14	429	247
985	10	500	162
985	12	385	152
1000	10	456	209
1000	11	467	192
1010	9	467	247
1015	12	560	165
1055	10	478	247
1070	15	489	181
1070	19	440	165
1080	12	467	231
1110	12	419	216
1130	15	460	187
1135	14	500	203
1245	16	473	162
1325	14	689	149
1340	16	527	165
1350	14	730	135

L	N	D_a	D_b
1420	21	540	176
1485	16	810	160
1525	22	810	162
1595	20	743	149
1660	21	743	149
1715	20	797	149
1825	22	919	189
1850	20	919	189
2095	21	1000	162
2135	24	703	203
2150	26	986	270
2150	26	1013	162
2160	24	1040	189
2225	21	1040	215
2340	22	1216	149
2365	20	1216	149
2565	22	1350	230
2730	21	1527	162
2880	22	1175	297
2975	25	1527	176
2985	21	1203	270
3110	26	1555	283
4730	26	2160	405
4730	26	2160	405
4770	28	2000	243
5835	26	2500	480

Organogenèse foliaire

La feuille adulte peut atteindre 50 cm de longueur (Fig. 1). Cependant les folioles ne sont initiées que sur les très jeunes ébauches de longueur comprise entre 0,2 et 0,7 mm (Fig. 2, 3, *A*). Cette formation dépend de 2 centres générateurs fonctionnant de manière acropète (Fig. 2) car les folioles sont initiées en un lieu fixe à un rythme constant.

1. *Lieu d'initiation des folioles.*

Pour 12 jeunes ébauches de longueur inférieure à 0,7 mm, la distance séparant l'apex du limbe de la plus jeune foliole (Da) est étroitement centrée autour de la valeur 0,142 mm (Tableau 3 ; Fig. 3, *B*).

Pour 15 ébauches de longueur supérieure à 0,7 mm, par contre, cette distance (Df) augmente régulièrement avec la longueur (L) (Tableau 3 ; Fig. 3, *B*). Or ces feuilles ne produisent plus de folioles. Il est hors de doute que la constance de la distance séparant l'apex de la plus jeune foliole (Da) est due à la formation régulière des folioles à un emplacement fixe (Fig. 2).

2. *Rythme d'initiation des folioles.*

Ces ébauches de longueur inférieure à 0,7 mm ont un allongement que l'on peut admettre exponentiel, comme toute très jeune ébauche (Dale & Milthorpe, 1983). Il est raisonnable de

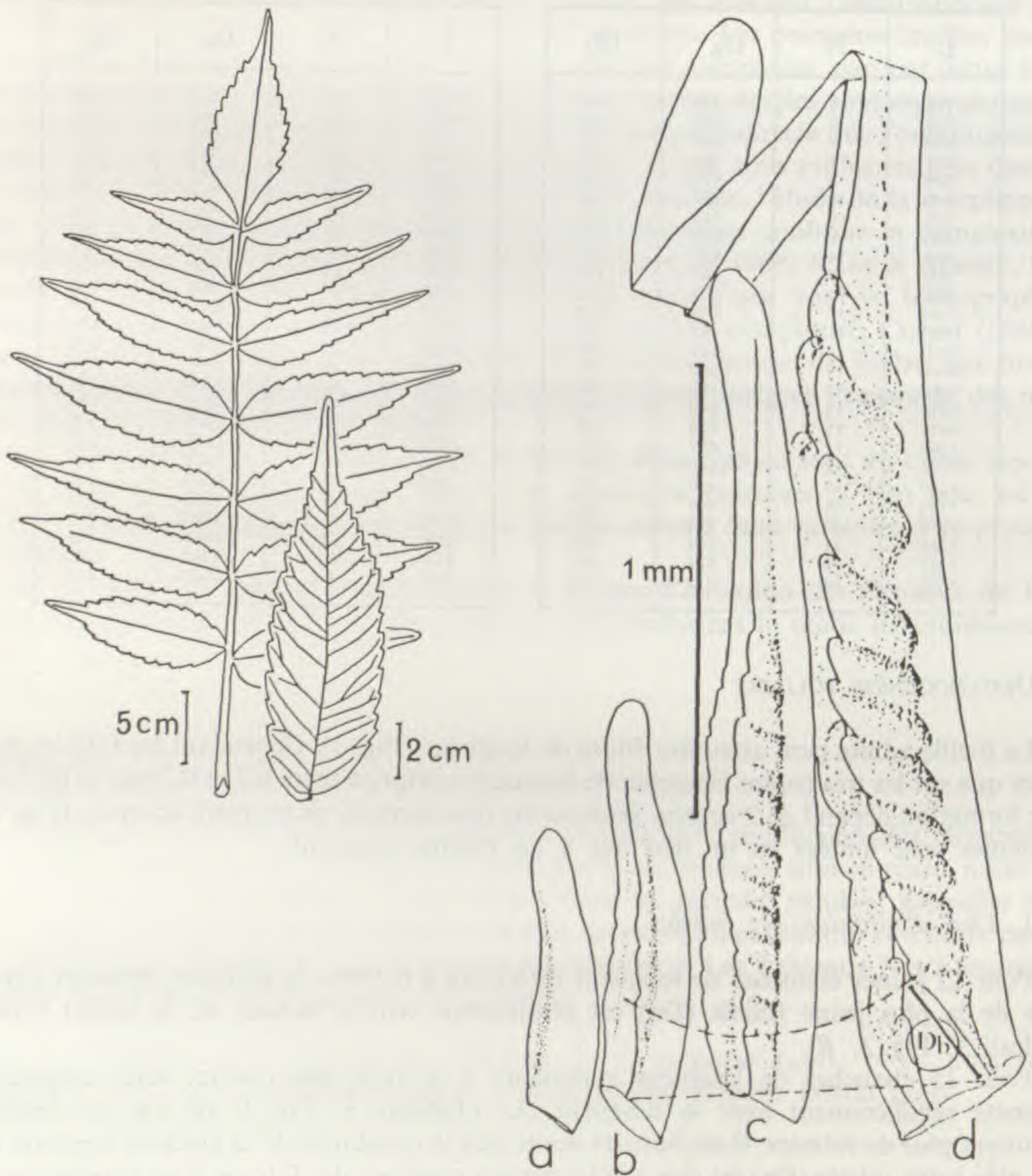


Fig. 1. — **A gauche** : feuille adulte du *Rhus typhina* et l'une de ses folioles (d'après JEUNE, 1981) ; **A droite** : série de folioles de longueur croissante. Noter la diminution de la distance base — plus proche lobe (Db) entre b et c puis son augmentation entre c et d.

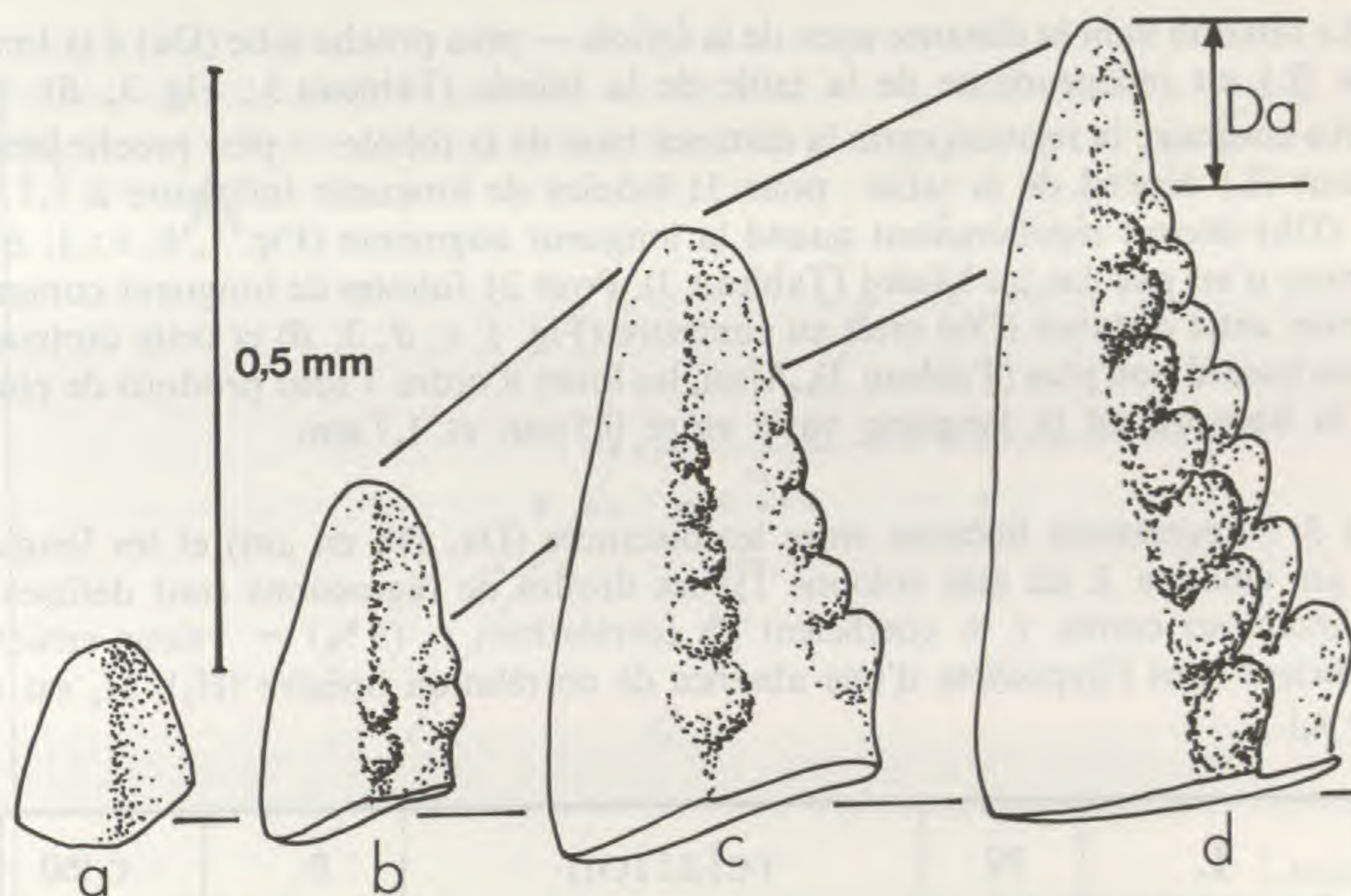


Fig. 2. — Série d'ébauches foliaires de longueur croissante. L'ébauche (d) vient de former ses dernières folioles. Noter la constance de la distance apex — plus proche foliole (Da) de b à d.

supposer que l'accroissement du nombre des folioles (N) est une fonction logarithmique de la longueur (L) (Tableau 4; Fig. 3, *A*). Le rythme d'initiation des folioles est donc constant.

REMARQUE : L'échantillon analysé ici donne des résultats pratiquement identiques à ceux obtenus précédemment sur un autre échantillon de 68 feuilles de la même population (Df = —0,015L + 134,60; rd = 0,129 et N = 12,73 LogL — 66,15; rn = 0,937; JEUNE, 1981).

ORGANOGENÈSE FOLIOLAIRE

La longueur des folioles adultes est évidemment très inférieure à celle des feuilles; elle ne dépasse pas 15 cm. Pourtant l'initiation de leurs lobes latéraux, beaucoup plus nombreux que les folioles d'une feuille, commence plus tardivement sur des ébauches de longueur comprise entre 0,5 et 6 mm (Fig. 1; 3, *A*). On doit distinguer deux périodes :

— de 0,5 à 1,7 mm les lobes sont formés de manière ordonnée. Ce sont des lobes d'ordre 1.

— de 1,7 à 6 mm quelques lobes sont formés, intercalés avec les précédents, sans régularité apparente. Ce sont les lobes d'ordre 2, ramifications des lobes d'ordre 1, leur rôle dans la morphogenèse étant faible, nous négligerons ici leur étude.

1. *Lieu d'initiation des lobes d'ordre 1.*

Leur formation est basipète. C'est peu visible par la simple observation car ils paraissent tous semblables (Fig. 1, *b-d*), mais les mesures le prouvent nettement.

a) La relation liant la distance apex de la foliole — plus proche lobe (Da) à la longueur de la foliole (L) est indépendante de la taille de la foliole (Tableau 3; Fig. 3, *B*).

b) Au contraire la relation entre la distance base de la foliole — plus proche lobe (Db) et la longueur (L) dépend de la taille : pour 31 folioles de longueur inférieure à 1,7 mm cette distance (Db) décroît régulièrement quand la longueur augmente (Fig. 1, *b, c*; 3, *B*) et cette décroissance n'est pas due au hasard (Tableau 3). Pour 21 folioles de longueur comprise entre 1,7 et 6 mm, cette distance (Db) croît au contraire (Fig. 1, *c, d*; 3, *B*) et cette croissance n'est pas due au hasard non plus (Tableau 3). Ainsi, les lobes d'ordre 1 sont produits de plus en plus près de la base quand la longueur varie entre 0,5 mm et 1,7 mm.

TABLEAU 3 : Régressions linéaires entre les distances (Da, Db en μm) et les longueurs (L) (en μm colonne 3, en mm colonne 1); les droites de régressions sont définies au sens des moindres carrés. r = coefficient de corrélation; r_c (5 %) = valeur critique de ce coefficient sous l'hypothèse d'une absence de corrélation linéaire (H_o). H_o est rejetée si $|r| > |r_c|$.

L	N	relation	r	r_c(5%)
Feuilles				
0,2 - 0,7	12	Df = 0,02L + 131,96	0,181	0,576
0,7 - 2,5	15	Df = 0,35L - 118,79	0,952	0,514
Folioles				
0,75 - 1,7	31	Da = 0,49L - 32,48	0,874	0,355
		Db = 297,63 - 0,09L	- 0,605	- 0,355
1,7 - 6,0	21	Da = 0,43L + 180,48	0,919	0,433
		Db = 0,07L + 39,29	0,847	0,433
(0,75 - 6,0)	(52)	(Da = 0,45L + 19,90)	(0,963)	(0,276)

2. *Rythme d'initiation des lobes d'ordre 1.*

La relation entre leur nombre (N) et la longueur de la foliole (L) est considérée comme logarithmique (Fig. 3, *A*). Le rythme de formation de ces lobes peut être considéré comme constant.

L'organogenèse foliolaire apparaît donc sensiblement différente de l'organogenèse foliaire. Indépendamment du sens de formation (acropète ou basipète) l'initiation des lobes est tardive et à un emplacement variable, comme dans le cas du Frêne (JEUNE, 1982).

Les mesures montrent pourtant des similitudes entre feuille et foliole : leurs éléments latéraux (folioles ou lobes d'ordre 1) sont formés de manière ordonnée, à un rythme constant, sur des ébauches très jeunes.

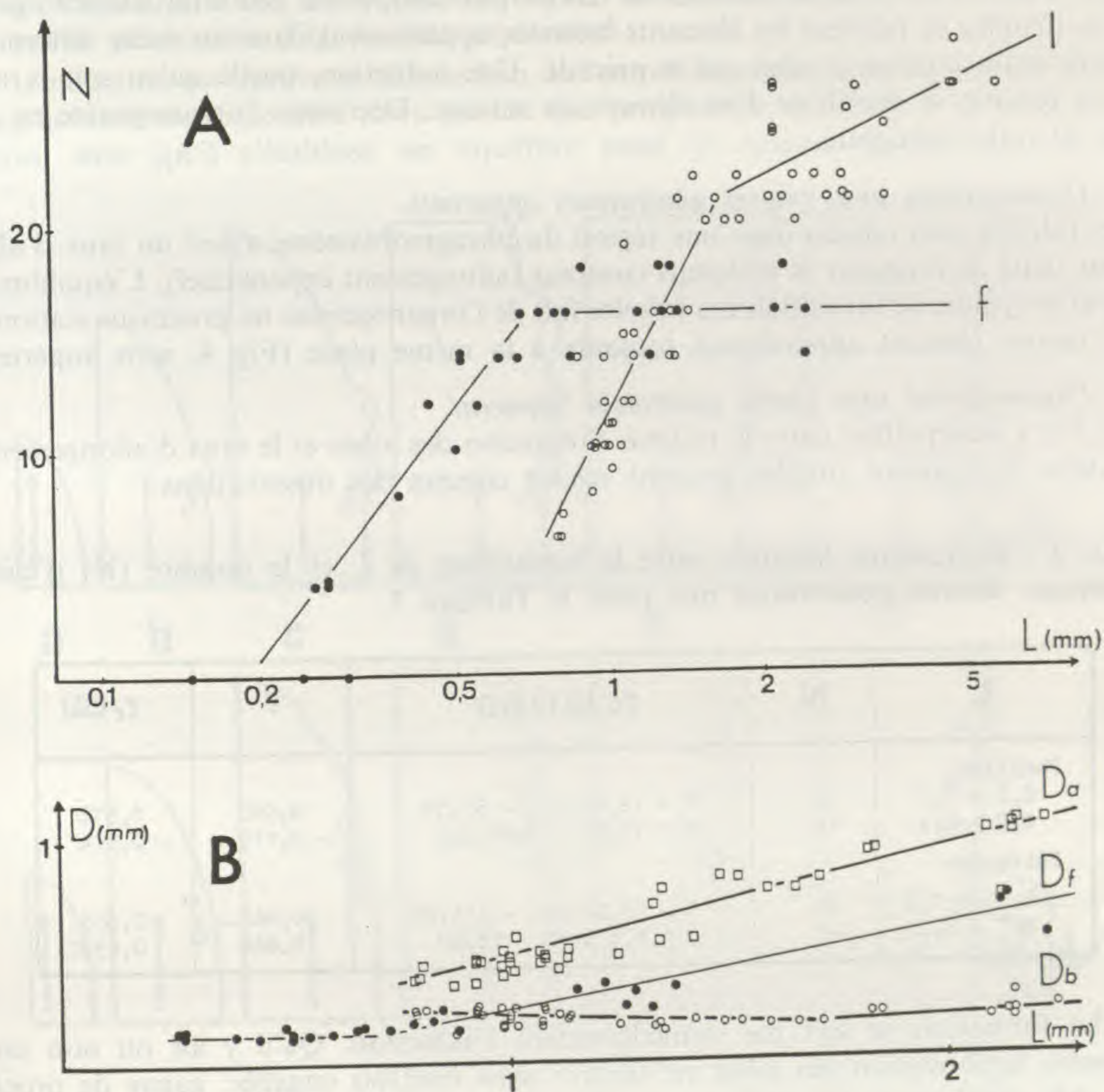


Fig. 3. — **A**. variations du nombre (N) de folioles (f) ou de lobes (l) selon la longueur(L) respectivement des feuilles ou des folioles. L'échelle des longueurs (L) est logarithmique ; **B**, variations de la distance (D), apex foliaire — plus proche foliole (Df), apex foliolaire — plus proche lobe (Da), base foliolaire — plus proche lobe (Db) selon la longueur (L) de l'organe considéré. — Toutes les droites représentées sont définies au sens des moindres carrés.

INTERPRÉTATIONS ET CONCLUSIONS

Un même organe, la jeune ébauche foliaire, présente successivement deux modes de croissance différents pour l'unité (la feuille) et la sous-unité (la foliole). Nous devons nous demander si ces deux mécanismes ne sont pas les variantes d'un processus unique ; les différences apparentes n'étant alors dues qu'aux modalités d'application de ce processus, différentes pour la feuille et la foliole.

Que reste-t-il de commun si nous ne tenons pas compte du lieu d'initiation? : dans les deux cas (feuilles et folioles) les éléments latéraux apparaissent dans un ordre déterminé, le plus jeune étant contigu à celui qui le précède. Une induction, quelle qu'en soit la nature, active ou passive, se manifeste d'un élément au suivant. Décrivons l'organogenèse en tenant compte de cette contiguïté.

— *Organogenèse avec centres générateurs apparents.*

Les folioles sont initiées dans une région du phragmoblastème ayant un taux d'allongement par unité de longueur et de temps constant (allongement exponentiel). L'équilibre entre ce taux et le rythme de formation des folioles fait de l'organogenèse un processus stationnaire, chaque nouvel élément apparaissant toujours à la même place (Fig. 4, série supérieure).

— *Organogenèse sans centre générateur apparent.*

Ici, il y a déséquilibre entre le rythme d'initiation des lobes et le taux d'allongement. Au moins deux explications simples peuvent rendre compte des observations :

TABLEAU 4 : Régressions linéaires entre le logarithme de L et le nombre (N) d'éléments latéraux. Mêmes explications que pour le Tableau 3.

L	N	relation	r	r_c (5%)
Feuilles				
0,2 - 0,7	12	N = 12,42LogL - 65,33	0,960	0,576
0,7 - 2,5	15	N = 19,59 - 0,48LogL	- 0,117	- 0,514
Folioles				
0,75 - 1,7	31	N = 18,34LogL - 115,25	0,861	0,355
1,7 - 6,0	21	N = 4,67LogL - 13,60	0,640	0,433

1. La formation ne suit pas immédiatement l'induction. Qu'il y ait ou non un état stationnaire, la formation des lobes est tardive mais une fois engagée, gagne de proche en proche, très rapidement, les différents centres d'induction (Fig. 4, série médiane).

2. La formation suit immédiatement l'induction mais celle-ci est tardive et le premier élément formé apparaît loin de la base. Les rythmes d'induction et de formation sont rapides et les lobes successifs apparaissent de plus en plus près de la base (Fig. 4, série inférieure).

Cette seconde explication est moins spéculative que la première dans la mesure où elle ne nécessite pas l'indépendance entre induction et formation.

Il est toujours souhaitable de disposer du schéma explicatif le plus simple, applicable au plus grand nombre de cas. D'après ce qui précède nous pouvons fournir un tel schéma, en adoptant l'explication la plus économe en hypothèses. Pour cela remarquons que l'induction progresse en sens inverse de l'allongement, deux situations extrêmes pouvant se présenter :

a) L'induction est précoce, sur une ébauche très petite, près de l'extrémité organogène. Il s'établit alors un équilibre dynamique entre les 2 processus de sens opposés, l'allongement et l'induction, celle-ci n'étant pas possible quand le volume de phragmoblastème disponible pour

l'organogenèse est inférieur à une valeur critique; d'où l'apparition des éléments en un lieu fixe, le centre générateur (Fig. 4, série supérieure).

b) L'induction est tardive et débute loin de l'extrémité organogène. L'important volume de phragmoblastème disponible alors permet une progression rapide de l'induction et de la formation, sans qu'il s'établisse un équilibre entre le rythme d'induction et le taux

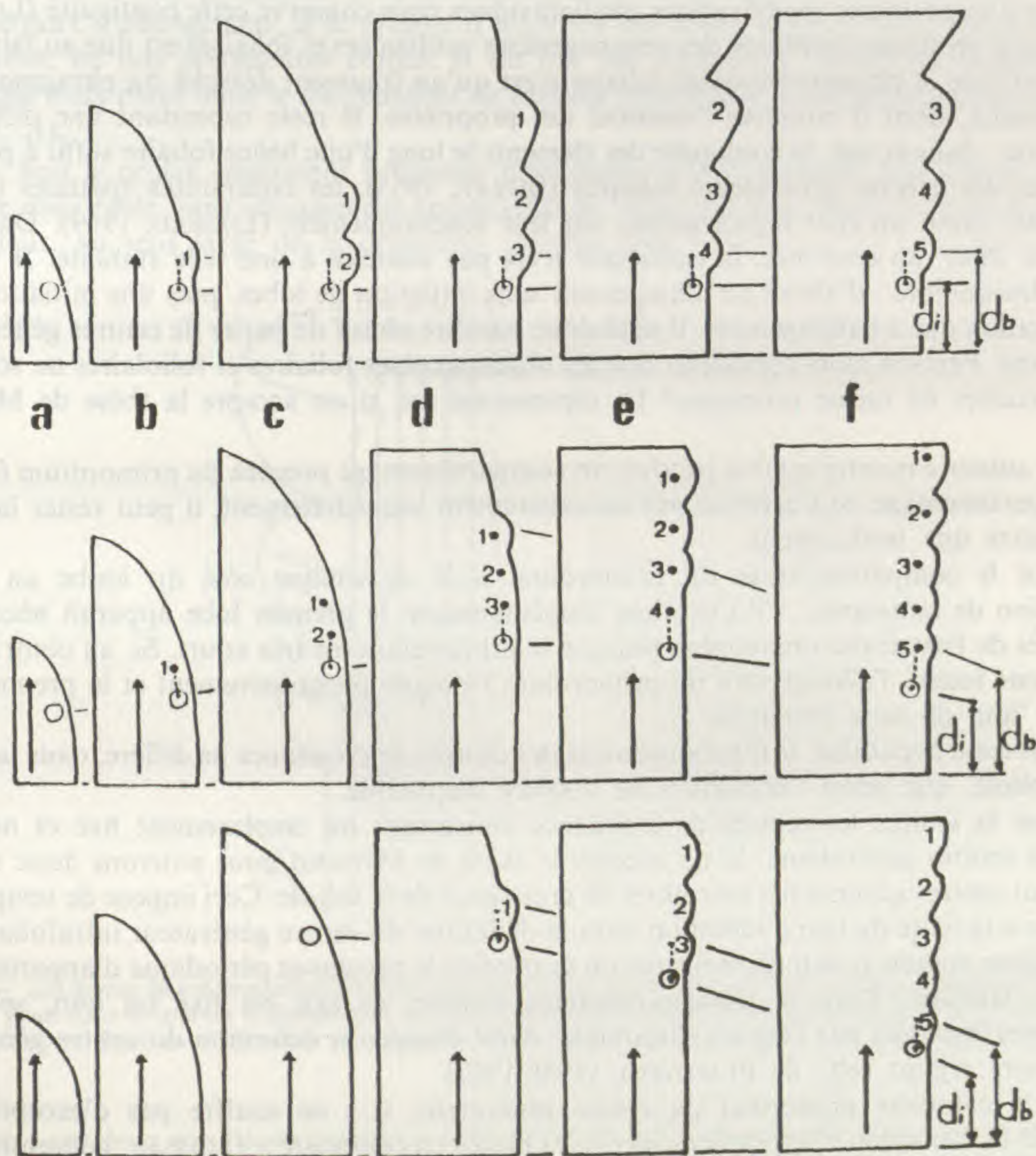


Fig. 4. — Schémas explicatifs de la lobation des feuilles ou folioles à croissance basipète. Signification des flèches représentées dans chaque demi-ébauche. En trait plein : sens de l'allongement. En tireté : sens de l'induction morphogène. O : zone d'induction morphogène; ● : centre induit mais à développement tardif; di : distance base-centre d'induction; db : distance base-plus proche lobe. Série supérieure : organogenèse avec centre générateur apparent. Série médiane : organogenèse sans centre générateur apparent et avec décalage entre induction et formation. Série inférieure : organogenèse sans centre générateur apparent et sans décalage entre induction et formation.

d'allongement. Il n'y a alors pas de lieu fixe d'apparition des éléments latéraux (Fig. 4, série inférieure).

Le critère de contiguïté, essentiel ici, fut également jugé primordial par PLANTEFOL (1946-1947) pour l'établissement de sa théorie des hélices foliaires multiples ainsi que par WARDLAW (1965) pour l'explication du fonctionnement de ses « growth centres ». La microchirurgie provoque d'importantes modifications phyllotaxiques mais conserve cette contiguïté (LOISEAU, 1969). Cette profonde similitude des organogenèses caulinaires et foliaires est due au fait, nous semble-t-il, que le phragmoblastème foliaire n'est qu'un fragment détaché du phragmoblastème caulinaire, dont il conserve l'essentiel des propriétés. Il reste cependant une différence importante : dans la tige, la contiguïté des éléments le long d'une hélice foliaire suffit à prouver l'existence des centres générateurs foliaires (BUVAT, 1955), les contraintes spatiales (espace disponible) ayant un effet régularisateur sur leur fonctionnement (LOISEAU, 1959). Dans une foliole de *Rhus*, au contraire, la contiguïté n'est pas associée à une telle stabilité. Il y a un double déséquilibre : d'abord un allongement sans initiation de lobes, puis une initiation sans compensation due à l'allongement. Il peut donc paraître abusif de parler de centres générateurs dans ce cas. Peut-on alors considérer que les organogenèses foliaires et foliolaires ne sont que deux variantes du même processus ? La réponse est oui si on accepte la thèse de MÉDARD (1985).

Cet auteur a montré qu'il se produit un compartimentage précoce du primordium foliaire. Ce compartimentage ne s'exprime pas nécessairement immédiatement, il peut rester latent et n'apparaître que tardivement.

Ainsi le compartimentage du primordium isole de chaque côté du limbe un centre d'induction de croissance. S'il s'exprime immédiatement le premier lobe apparaît nécessairement près de l'extrémité organogène puisque le primordium est très court. Si, au contraire, ce centre reste latent, l'allongement du primordium l'éloigne progressivement et le premier lobe apparaît loin de cette extrémité.

Sous cette hypothèse, le fonctionnement des centres de croissance ne diffère, dans la feuille ou la foliole, que selon l'utilisation de l'espace disponible.

Dans la feuille, les centres de croissance conservent un emplacement fixe et nous les appelons centres générateurs. Si on accepte la thèse de MÉDARD nous pouvons donc appeler également centres générateurs les centres de croissance de la foliole. Ceci impose de tempérer la référence à la fixité du lieu d'initiation dans la définition du centre générateur intrafoliaire et à le considérer comme le lieu géométrique où se produit le processus périodique d'apparition des éléments latéraux. Dans le phragmoblastème foliaire, ce lieu est fixe ou non, selon les contraintes imposées par l'espace disponible. Ainsi élargie, la définition du centre générateur intrafoliaire rejoint celle de PLANTEFOL (1946-1947).

« Un caractère primordial du centre générateur, (...) ne souffre pas d'exception : il provoque la formation d'appendices *successifs* placés en *contiguïté* » (LOISEAU, communication personnelle).

Ainsi, une définition élargie du centre générateur intrafoliaire présente-t-elle un double avantage :

1. Comparable à la définition du centre générateur caulinaire de PLANTEFOL, elle illustre la similitude des organogenèses foliaire et caulinaire ;

2. Elle peut s'appliquer également bien à des organogenèses du type de celle de la foliole ou de la feuille de *Rhus typhina*.

On peut préciser cette définition élargie du centre générateur intrafoliaire de la façon suivante :

— Soit le centre générateur est à un emplacement fixe en raison d'un équilibre dynamique entre le taux d'allongement et le rythme d'initiation des lobes. C'est le centre générateur, au sens strict, de nos précédentes études. Il est fixe par rapport à l'extrémité organogène de l'ébauche mais placé dans le flux continu de cellules contribuant à l'allongement de l'ébauche (Fig. 5, *A*).

— Soit le centre générateur progresse rapidement vers l'extrémité organogène, utilisant l'espace disponible, sans allongement appréciable de l'ébauche (Fig. 5, *B*). Il s'agit d'un centre générateur, au sens large de la définition adoptée plus haut.

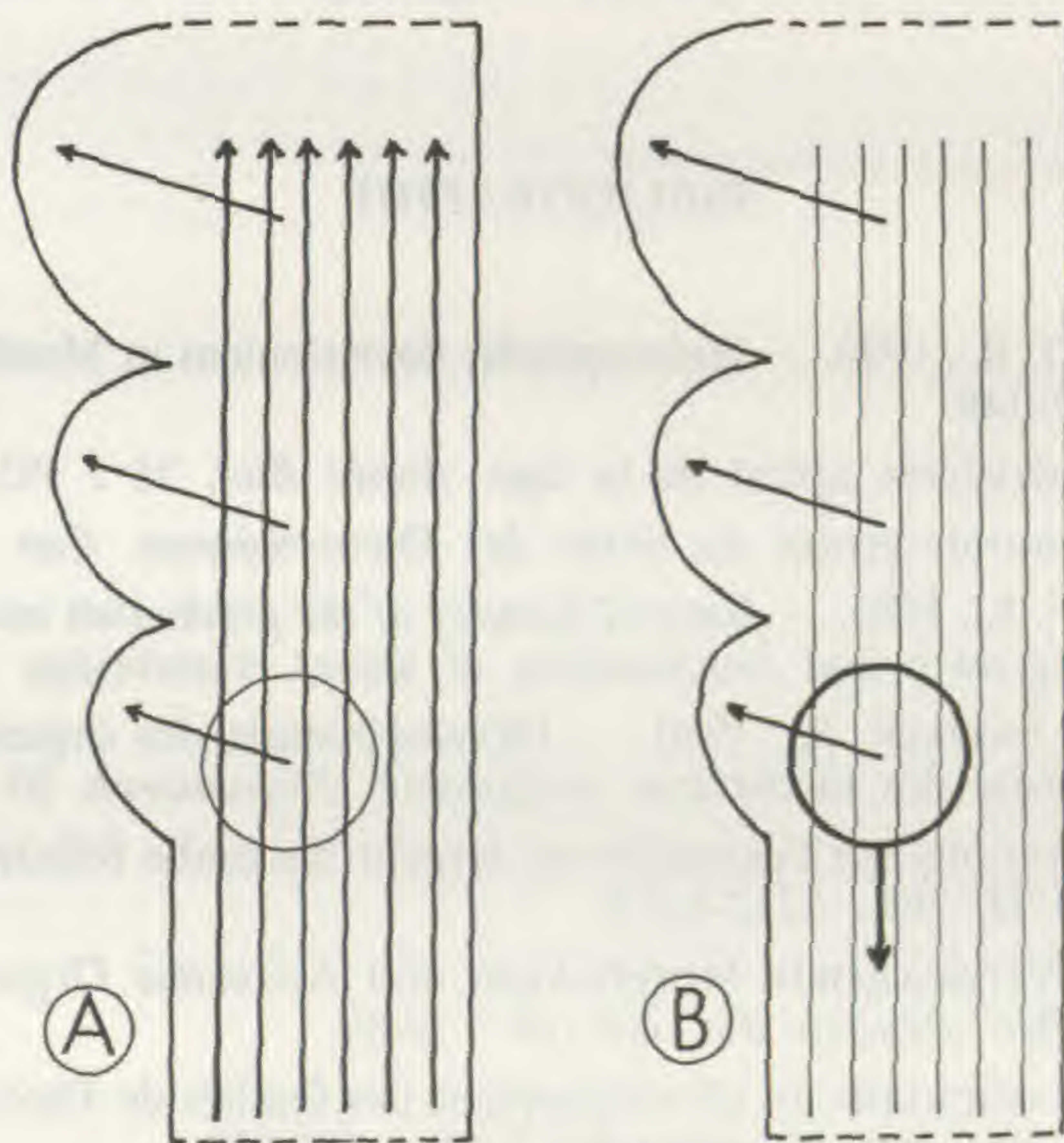


Fig. 5. — **Les modes de fonctionnement extrême des centres générateurs *intrafoliaires* : A, centre générateur apparent, fixe, placé dans le courant d'allongement de l'ébauche ; B, centre générateur mobile, fonctionnant à allongement constant. — Pour un observateur situé dans le centre générateur, la situation serait identique en A ou en B.**

Entre ces deux situations extrêmes, tous les intermédiaires sont possibles. Dans le cas des folioles de *Rhus*, par exemple, on peut supposer que l'allongement se poursuit pendant le déplacement rapide du centre générateur.

Nous devons noter qu'il n'y a aucune *différence de nature* entre le centre générateur au sens strict et au sens large. En effet, la différence n'est *visible que pour* l'observateur, lequel est extérieur au processus. Si on considère un référentiel associé au centre générateur il n'y a absolument aucune différence entre les situations A et B de la Figure 5. On ne peut pas, dans

ces conditions, distinguer entre un centre immobile dans un flux cellulaire et un centre mobile dans une nappe fixe de cellules.

Ainsi, si on admet l'existence des centres générateurs au sens strict, on doit également considérer comme possible celle des centres générateurs au sens large. De ce fait, les organogenèses foliaire et foliolaire du *Rhus typhina* ne seraient que deux modalités d'un même mécanisme.

Une conséquence est que la morphogenèse foliolaire ne serait en rien comparable à celle des fasciations, s'il est vrai que celles-ci résultent d'un étirement du point végétatif en une ligne végétative accompagnée d'une multiplication des centres de croissance, comme l'a avancé PLANTEFOL (1971, 1976, 1981, par ex.).

REMERCIEMENTS : MM. les Professeurs CUSSET et LOISEAU ont fait plus que corriger ce manuscrit. Je tiens à les remercier pour leur aide précieuse.

BIBLIOGRAPHIE

BRUCK, D. K. & KAPLAN, D. R., 1980. — Heterophyllic development in Muehlenbeckia (Polygonaceae). *Am. J. Bot.* 67 : 337-346.

BUVAT, R., 1955. — Le méristème apical de la tige. *Année Biol.* 31 : 595-656.

CUSSET, G., 1986. — La morphogenèse du limbe des Dicotylédones. *Can. J. Bot.* 64 : 2807-2839.

DALE, J. E. & MILTHORPE, F. L., 1983. — *General features of the production and growth of leaves. In* DALE & MILTHORPE, The growth and functionning of leaves. Cambridge Univ. Press, p. 151-178.

DUBUC-LEBREUX, M. A. & SATTLER, R., 1980. — Développement des organes foliacés chez Nicotiana tabacum et le problème des méristèmes marginaux. *Phytomorph.* 30 : 17-32.

FUCHS, C., 1966. — Observations sur l'extension en largeur du limbe foliaire de Lupinus albus. *C. R. Acad. Sc. Paris*, sér. D, 263 : 1212-1215.

HAGEMANN, W., 1982. — Vergleichende Morphologie und Anatomie Organismus und Zelle, ist eine Synthese möglish? *Ber. Deutsch Bot. Ges.* 84 : 79-89.

JEUNE, B., 1981. — Modèle empirique du développement des feuilles de Dicotylédones. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4ᵉ sér., sect. B, *Adansonia* 3 (4) : 433-459.

JEUNE, B., 1982. — La morphogenèse des feuilles de Fraxinus excelsior. *Bull. Soc. Bot. France* 129 : 283-292.

JEUNE, B., 1983. — Étude biométrique du développement des folioles de Parkinsonia aculeata (Leguminosae). *Can. J. Bot.* 61 : 87-92.

KANE, M. E. & ALBERT, L. S., 1982. — Environment and growth regulator effects on heterophylly and growth of Proserpinaca intermedia (Haloragaceae). *Ann. Bot.* 13 : 73-85.

KAPLAN, D. R., 1980. — Heteroblastic development in Acacia. Morphological and morphogenetic implications. *La Cellule* 73 : 137-203.

LOISEAU, J. E., 1959. — *Observations et expérimentation sur la phyllotaxie et le fonctionnement du sommet végétatif chez quelques Balsaminacées.* Thèse Etat, Paris et *Ann. Sc. nat. Bot.*, 11ᵉ sér., 20 : 1-214.

LOISEAU, J. E., 1969. — *La phyllotaxie.* Ed. Masson, Paris, 1 vol., 223 p.

MÉDARD, R., 1985. — *La morphogenèse foliaire du Manioc, Manihot esculenta Crantz (Euphorbiaceae,*

Crotonoideae) : organogenèse comparée de la forme normale et de formes variantes stables et approche microchirurgicale des étapes de la détermination foliaire. Thèse Etat, Strasbourg, 170 p., 65 pl.

Merrill, E. K., 1986. — Heteroblastic seedlings of green ash. II. Early development of simple and compound leaves. *Can. J. Bot*. 64 : 2650-2661.

Mueller, P. A. & Dengler, N. G., 1984. — Leaf development in the anisophyllous shoots of Pellionia daveauana (Urticaceae). *Can. J. Bot*. 62 : 1158-1170.

Plantefol, L., 1946-1947. — Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle. La théorie des hélices foliaires multiples. *Ann. Sc. nat. Bot*., 11ᵉ sér., 7 : 158-229 et 8 : 1-71.

Plantefol, L., 1971. — Sur le fonctionnement de la tige fasciée du Lierre (Hedera helix L.) : confirmation des notions de ligne végétative et de bandes initiales. *C. R. Acad. Sc. Paris*, sér. D, 273 : 473-478.

Plantefol, L., 1981. — Sur une tige curieusement anormale de Salsifis (Tragopogon porrifolius L.). *C. R. Acad. Sc. Paris*, sér. D, 292 : 947-952.

Wardlaw, C. W., 1965. — *Leaves and buds : Mechanisms of local induction in plant growth*. Cell differ. Morph., Int. lecture Course. Wageningen : 96-119.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, nº 4 : 459-460.

A propos de trois combinaisons nouvelles dans les genres *Heterotis* Benth. (*Melastomataceae*) et *Fagara* L. (*Rutaceae*)

L. AKÉ ASSI

Résumé : Trois combinaisons nouvelles, valablement publiées dans les genres *Heterotis* Benth. et *Fagara* L., sont mises en lumière et une rectification est apportée à propos de l'une d'elles : *Fagara chevalieri* (Waterm.) Aké Assi.

Summary : The attention is drawn to three new combination, validly published in the genera *Heterotis* Benth. and *Fagara* L., of which *Fagara chevalieri* (Waterm.) Aké Assi is a superfluous name.

Laurent Aké Assi, Faculté des Sciences, Département de Botanique, 04 BP 322, Abidjan 04, Côte d'Ivoire.

Dans notre thèse (1984) nous avons proposé trois combinaisons nouvelles qui risquent de passer inaperçues. Elles n'ont pas encore été répertoriées dans l'Index Kewensis (suppl. XVIII) et le Kew Index (1986) et nous pensons qu'il est utile de les signaler à l'attention des botanistes systématiciens. Seules deux d'entre elles, *Heterotis amplexicaulis* (Jac.-Fél.) Aké Assi et *H. jacquesii* (A. Chev.) Aké Assi, doivent être retenues ; la troisième, *Fagara chevalieri* (Waterm.) Aké Assi, nom superflu pour *Fagara pubescens* A. Chev., est illégitime.

Heterotis amplexicaulis (Jac.-Fél.) Aké Assi

Flore Côte d'Ivoire 2 : 991 (1984).
— *Dissotis amplexicaulis* JAC.-FÉL., Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, sér. 2, 8 : 108 (1936).
— *D. incana* TRIANA var. *gilgiana* A. CHEV., Explor. Bot. Afr. Occid. Franç. 1 : 274 (1920).
— *D. gilgiana* HUTCH. & DALZ., Kew Bull. 1928 : 222 (1928), *non* WILDEMANN (1903).

LECTOTYPE (désigné par HUTCHINSON & DALZIEL) : *Chevalier 228*, P!

Heterotis jacquesii (A. Chev.) Aké Assi

Flore Côte d'Ivoire 2 : 991 (1984).
— *Dissotis jacquesii* A. CHEV., Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, sér. 2, 4 : 686 (1932).

TYPE : *Jacques-Félix 240* (holo-, P!).

Fagara pubescens A. Chev.

Bull. Soc. Bot. France 58 (1911), mém. 8 : 144 (1912).
— *Zanthoxylum chevalieri* WATERM., Taxon 24 : 365 (1975), *nom. nov.* pour *Fagara pubescens* A. CHEV. *non Zanthoxylum pubescens* A. ST. HIL. & TUL. (1842).
— *Fagara chevalieri* (WATERM.) AKÉ ASSI, Flore Côte d'Ivoire 2 : 1041 (1984), *comb. superfl. illeg.*

TYPE : *Chevalier 18882* (holo-, P!).

BIBLIOGRAPHIE

AKÉ ASSI, L., 1984. — *Flore de la Côte d'Ivoire : Etude descriptive et biogéographique, avec quelques notes ethnobotaniques*. Thèse, 3 tomes, 6 volumes, Abidjan, 1206 p. (soutenue le 2 juin 1984).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **9**, 1987,
section B, *Adansonia*, nº 4 : 461-462.

Le *Melinis minutiflora* est une Graminée africaine

H. JACQUES-FÉLIX

Résumé : Contrairement à une opinion assez répandue, le *Melinis minutiflora* est une espèce africaine, non brésilienne.

Summary : Contrary to the usual opinion, *Melinis minutiflora* is an african, not a brazilian species.

Henri Jacques-Félix, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Dans un fascicule récent du Bulletin du Muséum, Adansonia (1987, nº 2), SCHNELL, qui connaît le mieux la végétation du Nimba guinéen, nous expose les observations qu'il a faites une quarantaine d'années après ses premières études, publiées dans son important Mémoire de 1952. Il a surtout été frappé par l'extension en altitude du *Melinis minutiflora* P. Beauv. Il y revient à plusieurs reprises et pense même que cet envahissement pourrait se poursuivre au détriment des autres groupements. A chaque fois, il fait allusion à ce que cette espèce serait d'origine américaine : « La Graminée américaine *Melinis minutiflora* qui, en 1942 était réduite à des stations de moyenne altitude..... est montée jusqu'aux crêtes..... ».

Dans un article suivant, FOURNIER (1987) fait des remarques semblables : « Cette plante rudérale d'origine américaine a donc continué sa progression depuis la plaine vers les sommets ».

Bien que les deux auteurs ne le précisent pas, leurs expressions laissent à penser que l'agressivité de cette espèce serait due à sa qualité d'intruse. Or, *M. minutiflora* n'est pas une intruse. Cette opinion, ancienne et tenace, avait, il est vrai, une bonne excuse initiale : le spécimen, sur lequel PALISOT DE BEAUVOIS a établi le genre et l'espèce, est de Rio de Janeiro. Mais peu après, A. DE SAINT-HILAIRE, qui herborisait à cette époque au Brésil (1816-1822), était déjà convaincu de la nature adventice de ce *Melinis*. Ce n'est que quelques décades plus tard, en 1854, que WELWITSCH en fit la découverte en Angola.

Effectivement, *M. minutiflora* est bien d'origine et de souche africaines. Les *Meliniastrae* sont une section importante des *Paniceae*, qui totalisent une soixantaine d'espèces, surtout d'Afrique orientale. Les genres *Tricholaena* et *Rhynchelytrum* s'étendent plutôt vers les régions sèches, tandis que *Melinis*, avec une quinzaine d'espèces, dont quatre en Afrique occidentale, occupe les régions plus humides.

Certes, on connaît des espèces, dont des *Poaceae*, qui sont naturellement communes aux deux Continents. Pour *M. minutiflora*, on peut tenir pour certain qu'elle a été introduite d'Afrique au Brésil à l'époque postcolombienne.

Bien que, en dehors des ouvrages de floristique, plusieurs études sur l'intérêt économique de *M. minutiflora* aient été conduites en Afrique, sa renommée, auprès des pastoralistes et autres, est restée liée à l'idée d'une origine brésilienne; si bien que des semences ont été plusieurs fois introduites en Afrique. Vers l'année 1930, un planteur me fit voir une parcelle de *M. minutiflora*, espèce sur laquelle il comptait pour le paillage de ses bananeraies, et dont il devait les graines à l'intervention de personnes importantes auprès de plusieurs ambassades. Il fut alors surpris — incrédule exactement — lorsque je lui dis que la plante existait, à un quart d'heure de marche, sur les gradins gréseux de la montagne voisine (Mt Gangan, près Kindia).

Le dynamisme du *M. minutiflora* se manifeste donc, au plan géographique (dispersion des diaspores et introductions), et au plan phytosociologique, le seul qui nous concerne ici. J'ai eu moi-même à observer un autre cas de propagation du *Melinis* sur certains versants du Benna (ouest Guinée), que j'avais attribué à une présence plus régulière des troupeaux et à l'absence de feux. Ainsi que l'indique FOURNIER, cette graminée est mal implantée au sol, c'est une procombante, ayant aussi pour particularité de rester verte toute l'année et de se ramifier en tête. Si elle parvient à se substituer ainsi aux espèces cespiteuses, telles *Loudetia kagerensis* et autres, on peut penser que c'est en raison de la raréfaction des feux. Car *M. minutiflora* n'est pas un bon pare-feu comme je l'ai cru autrefois. Il brûle, ainsi que je l'ai vérifié, du fait des substances inflammables qu'il sécrète.

En résumé, l'évolution du tapis végétal du Nimba se joue strictement entre éléments autochtones, sans perturbation par une espèce allogène. La cessation relative des feux, qui habituellement sélectionnent les hémicrypto- et crypto-phytes, en est probablement la cause.

BIBLIOGRAPHIE

Cette note n'est pas une mise au point, je ne cite que les deux articles qui l'ont motivée.

FOURNIER, A., 1987. — Quelques données quantitatives sur les formations herbacées d'altitude des monts Nimba (Ouest africain). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 9, sect. B, *Adansonia*, n° 2 : 153-166.

SCHNELL, R., 1987. — Les formations herbeuses montagnardes des monts Nimba (Ouest africain). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 9, sect. B, *Adansonia*, n° 2 : 137-151.

Revue bibliographique — *Review*

R. R. Brooks. *Serpentine and its vegetation, a multidisciplinary approach.* Dioscorides Press, Portland, Oregon, 454 p., 127 fig., 137 tabl., 46 pl. phot. hors-texte (1987).

La physionomie et la composition floristique de la végétation sur roches ultramafiques, c'est-à-dire sur roches ultrabasiques riches en magnésium, plus connues sous le nom de « serpentines », ont retenu depuis plusieurs siècles l'attention des botanistes. Les travaux qui leur avaient été jusqu'à présent consacrés, nombreux, surtout au cours des 30 dernières années, n'avaient cependant, pour la grande majorité d'entre eux, qu'une portée régionale, exception faite de quelques études concernant davantage la physiologie que la floristique. L'ouvrage de R. R. Brooks est le premier à traiter la question à l'échelle de la planète et, successivement ou conjointement, dans ses différents aspects, géologiques, écologiques, biologiques, taxinomiques.

L'auteur, sans prétendre à l'exhaustivité, estime n'avoir omis dans ses analyses aucune des données d'une réelle importance publiées avant 1985, la bibliographie comprenant quelque 900 titres.

L'ouvrage est divisé en deux parties.

La première partie, intitulée « Serpentine ecology » (pp. 5-118), est une suite d'exposés de synthèse faisant le point de l'état actuel de nos connaissances. Les thèmes suivants y sont successivement abordés :

— Distribution dans le Monde des roches ultramafiques; leur composition physique et chimique (pp. 8-17).

— Genèse et principales propriétés des sols sur serpentines; cas particulier des sols latéritiques (pp. 18-31).

— Conséquences pour la nutrition végétale des propriétés chimiques très spéciales des sols dérivés de serpentine : carences en éléments majeurs et certains oligo-éléments; excès de magnésium et de certains métaux lourds, le nickel paraissant être la principale cause directe de toxicité, alors que les effets nocifs du magnésium seraient liés surtout à l'abaissement du rapport Ca/Mg dans le complexe d'échange (pp. 32-59).

— Les serpentines et la mise en valeur des terres : amélioration des sols par chaulage, par amendement organique; reconstitution de la couverture végétale après exploitation minière (pp. 60-69).

— Les serpentines et l'évolution de la flore : adaptation des végétaux se traduisant par une plus grande tolérance à la présence d'éléments toxiques, mais non par l'apparition de besoins nutritionnels spécifiques, et s'accompagnant d'une diminution de la compétitivité en milieu non serpentineux; importance du facteur temps et du facteur isolement corrélatif de la dispersion et de la faible superficie des affleurements ultramafiques : écotypes, néoendémisme, paléoendémisme, aires disjointes; interférence des facteurs climatiques avec les facteurs édaphiques (pp. 70-79).

— Les serpentines et la faune, en particulier les termites (pp. 80-84).

— Distribution et phytochimie des plantes dont les feuilles renferment au moins 1 mg de nickel par gramme de matière sèche, ces plantes étant dites « hyperaccumulatrices »; liste des espèces actuellement connues présentant ce caractère, qui se rattachent toutes aux Dicotylédones (*Brassicaceae, Flacourtiaceae, Euphorbiaceae*...) exception faite d'une *Juncaceae*, et se trouvent principalement dans la région méditerranéenne et en Nouvelle-Calédonie; formation de complexes citriques ou maliques à l'origine des phénomènes d'accumulation (pp. 85-108).

— Aperçu sur la végétation associée aux kimberlites, roches ultrabasiques non hypermagnésiennes (pp. 109-118).

La deuxième partie intitulée « Serpentine vegetation of the World », est consacrée à des études régionales sur la base de données géologiques, écologiques, phytosiocologiques et floristiques (pp. 125-399).

L'illustration, cartes, schémas, graphiques, planches photographiques hors-texte, en noir et blanc ou en couleurs, est abondante et utilement démonstrative. On trouve *in fine* un glossaire qui rendra service aux botanistes peu familiers avec les termes de minéralogie, un index botanique, limité, ce qui est regrettable, aux noms d'espèces, enfin un index des matières.

Tout en appréciant la richesse de la documentation et l'accent mis sur les interactions très complexes des facteurs concourant à la différenciation de la végétation sur serpentines, on peut avoir le sentiment que dans le compte rendu des travaux analysés la part réservée aux examens comparatifs et critiques n'est pas suffisamment large. On peut se demander également si l'importance relative de chaque étude régionale n'est pas davantage en liaison avec le volume de la documentation disponible qu'avec la portée des travaux consultés.

Ainsi, dans la seconde partie, l'accumulation des données laisse parfois une impression de confusion et la place accordée à l'Europe ou à l'Amérique du Nord paraîtra bien grande par rapport à celle réservée à Cuba qui semble être, à l'instar de la Nouvelle-Calédonie, un territoire où les phénomènes de spéciation revêtent un exceptionnel intérêt. Des rapprochements fort instructifs entre flores insulaires et flores continentales, flores tropicales et flores tempérées, flores xérophiles et flores ombrophiles, eussent pu être faits dans le cadre d'une conclusion générale dont on regrettera l'absence.

Quelques observations peuvent, en outre, être faites sur des points moins importants.

Dans la première partie, le chapitre 3, qui porte sur les facteurs édaphiques, ne donne pas un aperçu suffisant des différents types de sols reconnus sur serpentines et de l'influence de leurs propriétés souvent très contrastées sur la distribution des espèces. Quelle que soit la qualité des travaux analysés sur la flore du Zimbabwé, il est dommage que dans le chapitre 6, traitant de l'évolution, les faits particulièrement significatifs reconnus en Nouvelle-Calédonie ne soient pas mentionnés.

Dans la deuxième partie, chapitre 19, certaines des données sur la Nouvelle-Calédonie sont inexactes ou incomplètes. L'auteur note qu'il n'y aurait pas de Papilionacées indigènes, alors qu'au moins une vingtaine d'espèces endémiques se rattachent à cette famille. Il est douteux que la végétation sur serpentines soit moins sensible au feu que celle associée à d'autres substrats à leur contact, mais on observe chez quelques espèces de maquis des formes d'adaptation aux incendies répétés. Parmi les faciès forestiers reconnus sur serpentines, le groupement à *Agathis lanceolata* devrait être mentionné.

Une bonne expérience du milieu serpentineux néo-calédonien, maintenant assez bien connu, grâce en particulier aux travaux de T. Jaffré, rend plus sensibles sans doute certains défauts de présentation ; elle permet aussi de mieux apprécier les qualités du beau livre de R. R. Brooks, qui demeurera longtemps l'ouvrage de référence auquel tous ceux, physiologistes, biologistes ou botanistes, qui entreprendront des recherches sur la végétation associée aux affleurements serpentineux, ne pourront manquer désormais de se reporter.

M. Schmid.

Achevé d'imprimer le 10 juin 1988.

Le Bulletin du 3^e^ trimestre de l'année 1987 a été diffusé le 15 janvier 1988.

IMPRIMERIE NATIONALE

7 564 004 5

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires; mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des travaux traitant de divers aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en *trois* Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique (fusionnée en 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimiques.

Dernières parutions dans la série B :

T. 28. Roquebert, M.-F. — Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogenèse chez quelques champignons microscopiques. 1981, 79 p., 23 f. de pl. ; 14 fig., 4 tabl.
T. 29. Keddam-Malplanche, M. — Le pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon : Morphologie et tendances évolutives. 1985, 109 p., 45 fig., 16 pl., 18 tabl.
T. 30. Allorge, L. — Monographie des Apocynacées-Tabernaemontanoïdées américaines. 1985, 216 p., 76 pl.
T. 31. Poncy, O. — Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoideae) en Guyane française. 1985, 153 p., 37 fig., 11 pl.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

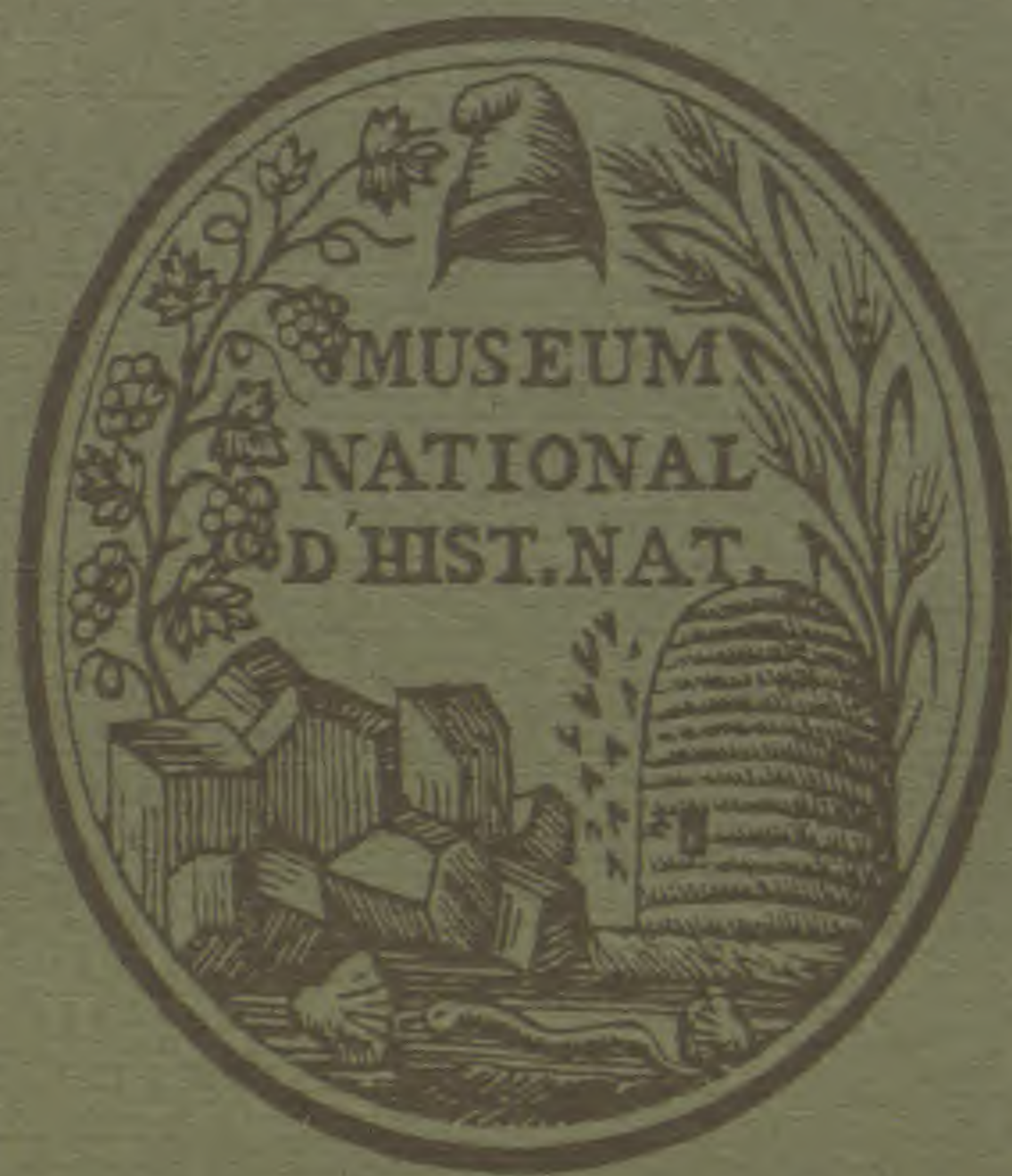
(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

— Flore de Madagascar et des Comores, 92 vol. parus.
— Flore du Gabon, 29 vol. parus.
— Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 23 vol. parus.
— Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 14 vol. parus.
— Flore du Cameroun, 29 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.31.35.21).

— Cryptogamie, Mycologie (CCP Paris 6.193.02 K)
— Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP Paris 4.481.43 T)
— Cryptogamie, Algologie (CCP Paris 14.522.31 T)


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.